annales de l'amélioration des plantes

Bimestriel

1979

Vol. 29 - N° 1

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

A 8 29 (1) 1-109 (1979)

AAP29.1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

— L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
— P. CHARTIER, Chef du Département de Bioclimatologie, C.N.R.A., Versailles.
— J. MAMY, Chef du Département de Science du Sol, C.N.R.A., Versailles.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

— A. COLÉNO, Chef du Département de Pathologie végétale, I.N.A., Paris Cedex 75231.

Annales de Zoologie-Écologie animale.

— B. HURPIN, Chef du Département de Recherches de Zoologie, 78280 Guyancourt.

Annales de Zootechnie.

— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C.E.R.D.I.A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
— B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
— A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I.N.R.A., 16, rue N.-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherche forestières, C.N.R.F., 54280 Seichamps.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production. C.N.R.F., 54280 Seichamps.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I.N.R.A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. LARVOR, Directeur du laboratoire des Maladies métaboliques, Theix, Saint-Genès-Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

C.THIBAULT, Directeur de Recherches à l'I.N.R.A.
Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A.B.A.B.B., C.N.R.Z., 78350 JOUY-EN-JOSAS.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I.N.R.A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
CHAIRE
D'AGRONOMIE
THIVERVAL-GRIGNON
78850
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

annales de l'amélioration des plantes

Bimestriel

1979

Vol. 29 - N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 1-22

Le concept de valeur en lignées d'un génotype et son utilisation possible en sélection

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Résumé

Après avoir défini la valeur en lignées d'un génotype comme l'espérance des lignées qu'il peut donner, des formules de prévision de cette valeur sont développées pour certaines situations génétiques. Ainsi, même en présence d'épistasie limitée au type additif × additif, il apparaît possible de prévoir la valeur en lignée d'un génotype à partir de la valeur en autofécondation et de sa valeur individuelle. L'efficacité de certains prédicteurs a été étudiée par calcul numérique dans le cas d'un modèle aléatoire. En l'absence d'épistasie il est de plus possible de prévoir la variance des lignées que peut donner un génotype, par exemple à partir de la variance de sa descendance en autofécondation et de la variance entre familles issues de l'autofécondation de cette descendance. Une approche générale de la sélection récurrente pour la valeur en lignée est présentée.

Introduction

Chez les plantes autogames, en vue de la création de lignées, deux méthodes semblent apparaître aussi ou plus efficaces que la sélection généalogique classique dans de nombreuses situations (CASALI et TIGCHELAAR, 1975*a*, *b* ; WALSH, 1974 ; GALLAIS, 1978*d*) : l'une la sélection par descendance unipare (Single Seed Descent = SSD) est accessible à n'importe quel sélectionneur et applicable à n'importe quelle espèce, alors que l'autre l'haploïdisation suivie de doublement demande une certaine technicité et n'est applicable encore qu'à un nombre restreint d'espèces. Cependant des progrès sont à attendre dans l'utilisation de cette technique et il n'est plus utopique de penser que l'on pourra haploïdiser à volonté n'importe quel génotype. En l'absence de modifications extra-chromosomiques, l'haplo-diploïdisation peut alors être considérée comme un système de reproduction particulier permettant d'obtenir — en théorie — à partir d'un génotype hétérozygote l'ensemble de tous les génotypes homozygotes possibles. Le même résultat peut aussi être obtenu, d'une autre façon, par la SSD, mais en un temps plus long : on com-

mence par l'autofécondation du génotype dont on veut tirer des lignées, puis dans cette descendance on autoféconde un grand nombre de plantes qui seront à l'origine d'une généalogie par descendance unipare (à chaque génération d'autofécondation, une seule plante par famille sera retenue sans sélection pour passer à la génération suivante).

Ces deux méthodes permettent d'introduire le concept de valeur en lignées d'un génotype (GALLAIS, 1978*b*), c'est-à-dire l'aptitude d'un génotype à donner de bonnes lignées. Celle-ci peut se mesurer par la moyenne de toutes les lignées que peut donner un génotype. Ce nouveau paramètre déjà utile en lui-même pour approcher une théorie de la formation des lignées, sera très utile au sélectionneur s'il est possible de prévoir sa valeur en fonction de moyennes de générations faciles à mesurer. Si une telle prévision est possible, le sélectionneur pourra alors continuer la SSD ou utiliser l'haplo-diploïdisation là où il espère avoir des meilleurs lignées. (On peut même se demander si une parfaite maîtrise de l'haplo-diploïdisation supprimera l'intérêt d'une telle prévision). Mais pour cela, il ne peut pas se satisfaire d'une prévision sur la moyenne, il lui faudrait aussi pouvoir prévoir la variance des lignées que pourra donner un génotype (fig. 1). Le « meilleur » génotype serait alors celui qui serait apte à donner les meilleures lignées.

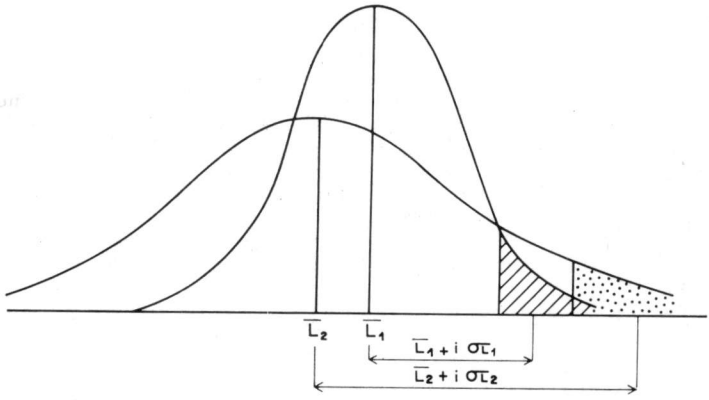

FIG. 1. — *Pour prévoir les génotypes susceptibles de donner les meilleures lignées, il faut connaître la valeur moyenne* $\bar{L}$ *et la variance* σ_L *des lignées que pourra donner chaque génotype.*

Le but de cet article est de préciser les possibilités de prévision, d'une part de la valeur en lignées d'un génotype et d'autre part de la variance des lignées qui peuvent être dérivées de ce génotype. La sélection récurrente pour la valeur en lignée sera aussi envisagée. Les hypothèses à la base des modèles utilisés seront les suivantes :

— diploïdie,
— absence d'épistasie ou épistasie limitée au type additif × additif,
— absence d'effets non chromosomiques,
— absence d'interactions entre individus (pas d'effet de compétition),
— absence d'interactions génotype × milieu.

Nous noterons S_1 ou S la descendance issue par autofécondation d'une plante quelconque et F_2 celle obtenue par autofécondation d'une F_1 entre deux lignées homozygotes.

I. — Prévision de la moyenne des lignées que peut donner un génotype

1. — *Prévision avec l'hypothèse d'absence d'épistasie*

Soit un génotype I, réduit à un locus, A_iA_j. Ce génotype peut donner deux lignées A_iA_i et A_jA_j. En utilisant le modèle de décomposition factorielle de la valeur génotypique (KEMPTHORNE, 1957) la valeur Y_{ii} d'une lignée s'écrit :

$$Y_{ii} = \mu + 2\,\alpha_i + \beta_{ii}$$

Les paramètres du modèle sont définis par rapport à une population de référence qui sera précisée plus loin; ici, μ a le sens d'un fond génétique commun, α_i est l'effet additif du gène A_i et β_{ii} le résidu de dominance au niveau de l'homozygote A_iA_i. Nous voulons donc prévoir la moyenne :

$$L_I = 1/2\,(Y_{ii} + Y_{jj}) = \mu + \alpha_i + \alpha_j + 1/2\,(\beta_{ii} + \beta_{jj}) \qquad (1)$$

Nous pouvons avoir accès à la valeur $C_I = Y_{ij}$ du génotype, et à sa valeur S_I en autofécondation; soit en représentant par β_{ij} le résidu de dominance chez l'hétérozygote :

$$C_I = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij} \qquad (2)$$

$$S_I = \mu + \alpha_i + \alpha_j + 1/2\,\beta_{ij} + 1/4\,(\beta_{ii} + \beta_{jj}) \qquad (3)$$

En combinant les expressions (1), (2) et (3) :

$$L_I = 2\,S_I - C_I \qquad (4)$$

ou encore avec un autre symbolisme, le génotype I étant représenté par une F_1 entre 2 lignées homozygotes :

$$L_{F_1} = 2\,F_2 - F_1 \qquad (5)$$

L'extension à un ensemble de loci ne change pas l'expression (4) puisqu'il suffit de faire une sommation sur cet ensemble.

Dans le cas où le génotype I appartient à une F_1 entre 2 lignées homozygotes, la valeur moyenne des lignées que peut donner cette F_1 peut être directement prévue par la moyenne des deux lignées parentes :

$$L_{F_1} = 1/2\,(P_1 + P_2) = \overline{P}$$

ce qui est un résultat déjà connu (JINKS, POONI, 1976).

2. — *Cas où il y a épistasie additive × additive*

Considérons un génotype $I = A_iA_jB_kB_l$ réduit à deux loci A et B, avec les gènes i et j à un locus et k et l à l'autre locus; $(\alpha\alpha)$ désignant l'épistasie additive × additive, avec les hypothèses d'absence de linkage, les équations (1), (2), (3) deviennent respectivement :

$$L_I = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + 1/2\,(\beta_{ii} + \beta_{jj} + \beta_{kk} + \beta_{ll}) + (\alpha\alpha)_{ik} + (\alpha\alpha)_{il} + (\alpha\alpha)_{jk} + (\alpha\alpha)_{jl} \qquad (6)$$

$$C_I = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \beta_{ij} + \beta_{kl} + (\alpha\alpha)_{ik} + (\alpha\alpha)_{il} + (\alpha\alpha)_{jk} + (\alpha\alpha)_{kl} \quad (7)$$

$$S_I = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + 1/2\,(\beta_{ij} + \beta_{kl}) + 1/4\,(\beta_{ii} + \beta_{jj} + \beta_{kk} + \beta_{ll}) + (\alpha\alpha)_{ik} + (\alpha\alpha)_{il} + (\alpha\alpha)_{jk} + (\alpha\alpha)_{jl} \quad (8)$$

On constate que dans ces 3 expressions (6), (7), (8) l'épistasie additive × additive contribue de façon constante aux 3 valeurs L_I, C_I, et S_I. Il en serait de *même quel que soit le degré de l'épistasie ne faisant intervenir qu'un gène par locus.* Avec l'hypothèse de loci indépendants, les expressions (6), (7) et (8) s'étendent par sommation sur toutes les paires de loci (ou les triplets...) — un nombre quelconque de loci. Il en résulte que l'expression (4) est toujours vérifiée :

$$L_I = 2\,S_I - C_I \quad (9)$$

Si le génotype I est représenté par une F_1 entre deux lignées homozygotes alors :

$$L_{F_1} = 2\,F_2 - F_1 \quad (10)$$

valeur qui, dans ce cas de présence d'épistasie est différente de la moyenne des deux lignées parentes.

3. — *Étude du cas particulier de l'obtention de lignées à partir de F_1 d'un diallèle*

Considérons une table diallèle complète, où la valeur d'une case représente la valeur moyenne des lignées que l'on peut tirer de la F_1 correspondante. Alors, l'interprétation de cette table diallèle conduit à introduire *la notion d'aptitude générale d'un parent (lignée) à entrer dans la fabrication de lignées.* C'est la notion de valeur en combinaison variétale d'un parent au niveau d'une lignée, sachant que celle-ci peut avoir plusieurs parents (ancêtres). De même, il est possible de parler de valeur spécifique en combinaison « lignées » de deux parents. Une telle notion peut aussi s'étendre par l'intermédiaire des dispositifs triallèle et quadriallèle (Rawlings et Cockerham, 1962*a*, *b*) au cas de 3 et 4 parents.

En se limitant à une structure diallèle et en remplaçant par le prédicteur (10), l'espérance des lignées dérivables d'une F_1 il est alors possible de donner au niveau d'une population de lignées, une signification génétique à la valeur en combinaison lignées, soit pour l'aptitude générale en lignée l_1 d'un génotype I :

$$l_I = 2g'_I - g_I$$

g_I représentant la classique Aptitude Générale à la Combinaison (sous entendu combinaison F_1 ou hybride simple) et g'_I représentant l'Aptitude Générale à la Combinaison F_2.

4. — *Approche statistique de la valeur en lignées*

D'après l'expression (10), la valeur moyenne des lignées que peut donner une F_1 est particulièrement simple à obtenir, les valeurs F_1 et F_2 pouvant être connues avec assez de précision, dans un même essai. Il n'en est pas de même si le génotype I est quelconque; sa valeur en autofécondation S_I peut certes être aussi connue avec assez de précision, mais sa valeur individuelle ne pourra l'être que s'il est possible de multiplier végétativement cet individu, avec des risques de biais dus à cette multiplication.

Les hypothèses génétiques faites, ainsi que l'hypothèse d'absence d'interactions entre génotypes, peuvent sembler assez fortes. Toutefois, l'hypothèse d'absence de linkage n'intervient que s'il y a épistasie; il est de plus remarquable que l'hypothèse d'absence de linkage permet de tenir compte de n'importe quel degré d'épistasie additive × additive. L'hypothèse d'absence de compétition est dans une certaine mesure, à la volonté du sélectionneur. Mais, il est bien évident que s'il travaille sur une espèce où en conditions normales d'utilisation, les interactions entre individus sont fortes, la prévision de la valeur en lignées doit correspondre à ces conditions. A partir du modèle proposé par GRIFFING (1967) et déjà utilisé par GALLAIS (1976), il serait possible de voir le biais dans la prévision dû à la compétition, et peut-être de proposer de nouvelles formules de prévision. Mais auparavant, il semble plus important d'étudier la valeur de prévision des formules proposées (9) et (10). Elles ont l'avantage d'être très simples. Les situations sont très fréquentes en amélioration des plantes où des formules reposant sur des hypothèses génétiques apparemment restrictives se révèlent avoir une très bonne valeur de prévision (GALLAIS, 1978*c*).

Ces formules ont été établies pour une situation correspondant au modèle fixe. Au niveau d'une population d'individus I (ou d'une population de plusieurs F_1 issues de lignées dérivant d'une même population) il est possible de passer à une situation de modèle aléatoire en utilisant les valeurs S_I et C_I (ou F_2 et F_1) pour prévoir de façon statistique, par régression multiple linéaire, la valeur en lignées d'un génotype I :

$$Y_{0_I} = a_0 + a_1 S_I + a_2 C_I \qquad (11)$$

a_1 et a_2 étant alors définis comme des coefficients de régression partielle :

$$a_1 = \frac{\text{cov SL var C} - \text{cov CL cov SC}}{\text{var S var C} - (\text{cov SC})^2} \qquad a_2 = \frac{\text{cov CL var S} - \text{cov SL cov SC}}{\text{var S var C} - (\text{cov SC})^2}$$

var S, var C et cov SC représentent respectivement les variances phénotypiques des valeurs S ou C et la covariance entre ces valeurs; cov SL, cov CL les covariances entre la valeur en lignées et respectivement la valeur en autofécondation et la valeur propre du génotype (valeur C).

Le prédicteur Y_0 (équation 11) est le meilleur prédicteur possible si la distribution conjointe de L, S et C est trivariate normale. Cette condition si elle est satisfaite pour les situations génétiques où L = 2 S — C (S et C étant aléatoires) est cependant moins restrictive que celles-ci. Pour qu'un tel prédicteur se justifie, il faudrait que, pour des moyens égaux mis en œuvre, il soit plus efficace que les « prédicteurs » réduits Y_1 et Y_2 :

$$Y_{1_I} = a_0 + a_1 S_I \qquad (12)$$

et

$$Y_{2_I} = a_0 + a_2 C_I \qquad (13)$$

Une comparaison *a priori* de ces 3 prédicteurs est difficile à réaliser dans le cas général, sans hypothèse sur les effets génétiques. Pour pouvoir réaliser une telle comparaison par calcul numérique, en faisant varier les valeurs relatives des variances et covariances intervenant dans les expressions des coefficients de régression des formules (11) et (12) et (13), nous nous sommes placés dans le cas où la relation L = 2 S — C est strictement vérifiée au niveau des valeurs génétiques (en restreignant même à l'absence d'épistasie pour le choix de la valeur des paramètres). Cette comparaison n'a de sens que si les intensités de sélection et le nombre de plantes étudiées sont les mêmes pour chaque prédicteur (voir Annexe).

Il est évident que si S et C étaient supposés connus avec la même précision pour le prédicteur Y_0 que pour les deux autres (Y_1 et Y_2), c'est le prédicteur Y_0 qui serait le plus efficace.

Cette application peut permettre de préciser le domaine d'efficacité du prédicteur Y_0 (avec S et C) pour une population de plantes, une population de F_1 et pour une F_2 (considérée comme une population biallélique, avec égalité des fréquences des 2 allèles). Elle peut aussi permettre de préciser l'intérêt du prédicteur Y_0 pour le cas où l'information sur C est réduite à la seule observation sur la plante mère.

Quelques résultats de cette application sont donnés dans les tableaux 3, 4, 5 en annexe.

Dans le cas général, avec des fréquences allèliques quelconques, il apparaît qu'en mettant en œuvre des moyens égaux, il faut atteindre d'assez fortes héritabilités ($> 0{,}60$) et un nombre élevé de répétitions (> 3) pour que le prédicteur Y_0 soit plus efficace que les prédicteurs Y_1 et Y_2 ($Y_0 > Y_1 > Y_2$) et cela uniquement en présence de forts effets de dominance; avec une assez forte additivité, la supériorité attendue de Y_0 n'apparaît pas même aux fortes héritabilités. Les situations où $Y_2 > Y_0 > Y_1$ sont associées à une faible héritabilité et peu d'effets de dominance entre gènes identiques. Celles où $Y_1 > Y_0 > Y_2$ correspondent aussi à de faibles héritabilités (et faible nombre de répétitions) mais avec de forts effets de dominance entre gènes identiques (superdominance), ce qui ne sera pas en général le cas chez les plantes autogames. Dans la situation de forte additivité les 3 prédicteurs sont équivalents.

La situation avec biallèlisme et égalité des fréquences des allèles correspond à la sélection de lignées à partir d'une F_2. Comme précédemment, évidemment, avec forte additivité, les 3 prédicteurs sont équivalents. Avec une dominance pratiquement complète, on passe à une situation où $Y_1 > Y_0 > Y_2$; l'avantage attendu du prédicteur Y_0 n'apparaît qu'aux très fortes héritabilités, et de façon très limitée. Par contre avec superdominance cet avantage apparaît plus nettement.

L'intérêt de combiner la valeur phénotypique de la plante mère à la valeur de sa descendance en autofécondation, par rapport au choix sur cette seule valeur apparaît avec de faibles effectifs en S_2 ou F_3, dans deux situations très différentes d'une part aux faibles héritabilités sans répétitions, avec une additivité assez forte, et d'autre part aux fortes héritabilités, avec nombre élevé de répétitions(> 3) et très forts effets de dominance (superdominance).

Il apparaît donc que, pour des caractères faiblement à moyennement héritables ($h^2 < 0{,}60$), le prédicteur Y_0 n'apporte rien pour le tri sur la valeur en lignée dans une population F_2, par rapport au tri sur la base de la valeur des familles F_3 (prédicteur Y_1). Par contre, selon les effets génétiques, il peut être efficace pour le tri dans un ensemble de F_1 (ou de S_0). Il faut toujours atteindre d'assez fortes héritabilités pour qu'il manifeste sa supériorité et il apparaît plus efficace en présence de fortes interactions entre allèles (superdominance).

II. — Prévision de la variance des lignées que peut donner un génotype

Le problème pour le sélectionneur est de détecter assez précocement les descendances de génotypes qui donneront les transgressions les plus favorables. Il faut que pour un génotype donné I, la moyenne des meilleures lignées qu'il

pourra donner dépasse une certaine valeur (JINKS, POONI, 1976). Sans tenir compte des effets « milieu », en supposant une distribution normale de la valeur génétique des lignées dérivables de ce génotype, de moyenne $\bar{L}_I$ et de variance $\sigma^2_{L_I}$, nous aurons :

$$\bar{L}_I + i_I \ \sigma_{L_I} > P_{1_I} \qquad (14)$$

P_1 représente la valeur à dépasser pour le génotype considéré; dans le cas où I représente une F_1, il peut s'agir de la valeur du meilleur parent de cette F_1 ou de l'ensemble des F_1. i_I est l'intensité de sélection qu'il faut réaliser pour dépasser cette valeur.

Si les quantités L_I et $\sigma^2_{L_I}$ peuvent être prévues, pour un seuil donné P_{1_I}, il sera possible de déduire *la probabilité des transgressions favorables* que peut donner un génotype. Cette probabilité sera une mesure de sa *valeur pour l'obtention de lignées*. Nous savons estimer la valeur en lignées L_I, il reste à prévoir σ_{L_I} à partir de paramètres faciles à estimer par le sélectionneur.

Le calcul de la variance des lignées que peut donner un génotype est simplifié par le fait qu'à un locus pour une espèce diploïde, la situation de biallélisme est réalisée avec l'équifréquence des deux allèles. Nous prendrons alors comme population de référence pour définir les effets génétiques, la population panmictique qui serait obtenue par multiplication en « panmixie » de la descendance (S_1 ou F_2) résultant de l'autofécondation du génotype considéré. Il faut d'ailleurs remarquer qu'en l'absence de linkage, l'équilibre panmictique et l'équilibre de « linkage » (il peut y avoir déséquilibre de « linkage », même sans linkage, GALLAIS, 1974) sont réalisés au niveau de l'autofécondation du génotype. Dans ce cas, une S_1 et une F_2 peuvent alors être considérées comme des populations panmictiques en équilibre. En l'absence d'épistasie, pour donner une expression de la variance des lignées dérivables de cette F_2, il est possible de partir de l'expression générale des covariances entre apparentés dans les populations consanguines donnée par GILLOIS (1964) (voir aussi GALLAIS, 1970) :

$$\begin{aligned}\text{cov } (I, J) = {} & 4\ \psi_{IJ}(i\,/i)\ E(\alpha_i^2) + 4\ \psi_{IJ}(i\,/ii)\ E(\alpha_i\beta_{ii}) + \psi_{IJ}(ij\,/ij)\ E(\beta_{ij}^2) \\ & + \psi_{IJ}(ii\,/ii)\ E(\beta_{ii}^2) + (\psi_{IJ}(ii\,/jj) - F_I F_J)\ [E(\beta_{ii})]^2\end{aligned}$$

$\psi_{IJ}(\ /\ )$ étant les différents coefficients de parenté introduits par GILLOIS; le tirage des gènes parmi les 2 zygotes apparentés I et J est représenté entre parenthèses; le trait vertical sépare les tirages réalisés dans chacun des 2 zygotes et une lettre représente une classe d'identité.

Avec biallèlisme (GALLAIS, 1970) et égalité de fréquence des 2 allèles, $p = q = 1/2$

$$E(\alpha_i\beta_{ii}) = 0$$
$$E(\beta_{ij}^2) = E(\beta_{ii}^2) = [E(\beta_{ii})]^2$$

L'expression générale de la covariance entre deux apparentés I et J devient alors :

$$\text{cov}\ \ (I, J) = 4\ \psi_{IJ}(i\,/i)\ E(\alpha_i^2) + (\psi_{IJ}(ij\,/ij) + \psi_{IJ}(ii\,/ii) + \psi_{IJ}(ii\,/jj) - F_I F_J)\ E(\beta_{ij}^2) \qquad (15)$$

avec, pour revenir à une notation classique :

$$2E(\alpha_i^2) = \sigma^2_{A/P} \quad \text{et} \quad E(\beta_{ij}^2) = \sigma^2_{D/P}$$

$\sigma^2_{A/P}$ et $\sigma^2_{D/P}$ représentant respectivement la variance additive et la variance de dominance de la population de référence P considérée (il peut s'agir d'une F_2 ou d'une S_1).

De l'expression (15) se déduit l'expression de la variance entre lignées en faisant I = J, et avec :

$\psi(i/i) = 1$, $\psi(ij/ij) = 0$, $\psi(ii/ii) = 1$, $\psi(ii/jj) = 0$, $F = 1$,

la variance ${}_GV_{L/P}$ des lignées dérivables d'un génotype P est telle que ::

$$ {}_GV_{L/P} = 2\sigma^2_{A/P} \qquad (16)$$

Cette variance n'est donc fonction que de la variance additive (ce qui est dû au fait que $p = q = 1/2$). La variance génétique de la F_2 (ou S_1), fait, elle, intervenir la dominance :

$$ {}_GV_{F_2} = \sigma^2_{A/P} + \sigma^2_{D/P} \qquad (17)$$

Pour pouvoir estimer la variance additive et donc la variance entre lignées, il faudra disposer d'une autre génération, la F_3 (ou S_2) par exemple. La variance entre familles F_3 sera plus simple à estimer que la variance génétique totale. La variance entre familles F_3 indépendantes est égale à la covariance intrafamille (équivalent d'une covariance frère × sœur entre individus issus de l'autofécondation d'une plante). Avec :

$\psi(i/i) = 1/2$, $\psi(ij/ij) = 1/4$, $\psi(ii/ii) = 1/8$, $\psi(ii/jj) = 1/8$, $F = 1/2$,

il en résulte d'après l'expression (14) :

$$ {}_GV_{F_3} = \sigma^2_{A/P} + 1/4\,\sigma^2_{D/P} \qquad (18)$$

Il est d'ailleurs possible de donner l'expression de la variance entre familles obtenues par SSD, d'une génération n quelconque, avec :

$$\psi_n(i/i) = \frac{1+F'}{2},\ \psi_n(ij/ij) = (1/4)(1-F'),\ \psi_n(ii/ii) = (1/8)(1-F') + F',$$

$$\psi_n(ii/jj) = (1/8)(1+F'),\ F_n = \frac{1+F'}{2}$$

F' étant mis pour F_{n-1}, il en résulte :

$$ {}_GV_{F_n} = (1 + F_{n-1})\ \sigma^2_{A/P} + \frac{1 - F^2_{n-1}}{4}\ \sigma^2_{D/P} \qquad (19)$$

avec $F_{n-1} = 1 - (1/2)^{n-2}$. Lorsque F_{n-1} tend vers 1, on retrouve alors l'expression (15); la SSD conserve toute la variance entre lignées.

Les covariances entre générations successives pourraient aussi être envisagées. Ainsi, la covariance $F_2 - F_3$ (ou $S_1 - S_2$) a pour expression :

$$ W_{F_2,F_3} = \sigma^2_{A/P} + 1/2\,\sigma^2_{D/P} \qquad (20)$$

Les expressions des variances et covariances qui précèdent auraient pu être établies directement à partir des résultats de MATHER et JINKS (1971); mais nous avons préféré l'approche à partir des populations consanguines qui est plus générale.

Il devient donc possible de prévoir la variance des lignées que l'on peut tirer d'une F_2 ou d'une S_1 :

$$ {}_GV_{L/P} = 2/3(4\ {}_GV_{F_3} - {}_GV_{F_2} \qquad (21)$$

$$= 2(2\ W_{F_2,F_3} - {}_GV_{F_2})$$

$$= 2(2\ {}_GV_{F_3} - W_{F_2,F_3})$$

Le problème est alors d'estimer les variances génétiques des générations F_2, F_3... Dans le cas où le génotype résulte du croisement de deux lignées, pour obtenir la variance génétique au niveau F_2, il suffit de retrancher de la variance phénotypique la variance environmentale mesurée au niveau des parents (avec l'hypothèse d'absence d'interaction génotype $\times$ milieu). Pour une plante où la multiplication végétative est possible, et si elle n'introduit pas de nouveau facteur de variation, il sera encore possible de mesurer la variance du milieu au niveau individuel. Dans les autres cas, il faut avoir recours à l'analyse de variance au niveau des familles F_3 et utiliser la formule de prévision avec ${}_GV_{F_3}$ et W_{F_2, F_3}. Il est aussi possible d'avoir recours aux familles F_4, mais, alors la prévision perd de son intérêt.

Il serait encore possible d'approcher le problème pour le cas où il y a épistasie additive $\times$ additive. Cependant, l'intérêt d'une telle approche est sans doute assez faible. En effet cela va introduire une autre composante de la variance, et il faudrait donc une génération supplémentaire, c'est-à-dire aller au moins par SSD jusqu'en F_4, ou F_5 pour avoir une estimation de la variance des lignées dérivables d'une F_2. Il semble donc plus logique de voir d'abord l'intérêt « opérationnel » des formules de prévision de la variance en l'absence d'épistasie.

En l'absence d'épistasie, la variance entre lignées dérivables d'une F_1 peut s'écrire sous une forme faisant intervenir la différence entre la valeur des parents. Prenons le cas d'un génotype réduit à deux loci l et l', et hétérozygote à ces deux loci.

$$V_{L/P} = 4(\alpha_l^2 + \alpha_{l'}^2)$$

α_l étant la valeur absolue des effets additifs au locus l, car, comme il n'y a que deux gènes équifréquents (venant de parents différents), leurs effets additifs sont opposés :

$$P_1 = \mu + 2\alpha_l + 2\alpha_{l'} - \beta_l - \beta_{l'} \quad \text{ou} \quad \mu + 2\alpha_l - 2\alpha_{l'} - \beta_l - \beta_{l'}$$

$$P_2 = \mu - 2\alpha_l - 2\alpha_{l'} - \beta_l - \beta_{l'} \quad \text{ou} \quad \mu - 2\alpha_l + 2\alpha_{l'} - \beta_l - \beta_l$$

De la décomposition des valeurs de P_1 et P_2, il résulte :

$$\left(\frac{P_1 - P_2}{2}\right)^2 = 4(\alpha_l^2 + \alpha_{l'}^2 \pm 2\alpha_l\alpha_{l'})$$

Sur l'ensemble des paires de loci $\sum_l \sum_{l'} \alpha_l\alpha_{l'} = \text{cov } ll'$ représente la covariance entre les gènes des gamètes donnant la F_1. Cela caractérise la distribution des gènes selon leurs effets entre les génomes des 2 parents. Cette covariance sera positive s'il y a un excès de phases en coupling (AB/*ab*, gènes favorables A, B... chez un parent, gènes allèles défavorables *a*, *b*... chez l'autre parent) et négative s'il y a un excès de phases en répulsion (A*b*/*a*B, gènes favorables également distribués entre les deux parents). (Il est évident que les loci où les deux parents ont des gènes en commun ne comptent pas).

Il est alors possible d'écrire :

$$V_{L/P} = 1/4(P_1 - P_2)^2 + \text{cov } ll' \qquad (22)$$

et si la covariance entre les gènes non allèles est nulle :

$$V_{L/P} = (P_1 - \overline{P})^2 = (P_2 - \overline{P})^2 \quad (\overline{P} = (P_1 + P_2)/2)$$

L'écart type de la distribution de la valeur des lignées correspond à la valeur absolue de la demi-différence des valeurs des parents. Comme la valeur moyenne des

lignées dérivables correspond dans ce cas (en l'absence d'épistasie) à la valeur moyenne des deux parents, pour qu'il y ait transgression, il suffit que, d'après (14), avec l'hypothèse que les parents diffèrent par un assez grand nombre de loci à effets assez faibles chacun pour qu'il y ait normalité de la distribution de la valeur des lignées :

$$\frac{P_1 + P_2}{2} + i\left(\frac{P_1 - P_2}{2}\right) > P_1 \quad (\text{avec } P_1 > P_2) \tag{23}$$

soit :

$$i > 1$$

ce qui correspond à une probabilité de 0,38 environ. Ce calcul est toutefois un peu théorique puisque nous n'avons pas tenu compte des effets du milieu (héritabilité supposée égale à 1) ni du degré de supériorité que l'on désire au niveau des lignées transgressantes. Pour approcher, mais de façon simplifiée, le problème un peu plus réel, supposons que les valeurs génétiques des parents soient assez bien connues, la relation (14) peut alors s'écrire :

$$\bar{L} + i\, h\, \sigma_L > c\, P_1$$

avec $c = P_0/P_1$, P_0 étant la valeur seuil à dépasser et h^2 l'héritabilité entre lignées. Connaissant ces quantités, ainsi que le rapport des valeurs des 2 parents, il sera possible de calculer une probabilité de transgression ayant une signification plus pratique. Pour $c = 1$, il faut que $i > 1/h$. Dans cette situation, avec une héritabilité de 0,50 la probabilité de transgression passe à 0,20 et si $h^2 = 0{,}25$, elle n'est plus que de 0,06 environ. Ces prédictions rejoignant celles de JINKS et POONI (1976) établies par une autre méthode et vérifiées expérimentalement.

S'il y a un excès de paires de loci en coupling la probabilité de transgression sera diminuée, au contraire, elle sera augmentée par un excès de paires de loci en répulsion. Dans la situation d'un grand nombre de loci, il faut s'attendre à une certaine annulation réciproque de ces effets.

III. — Sélection récurrente pour la valeur en lignées

Dans un schéma complet de sélection en vue de la création de lignées, pour avoir le progrès maximum à long terme, il est nécessaire d'améliorer les populations par sélection récurrente pour leur aptitude à donner de bonnes lignées (GALLAIS, 1977, 1978). Pour pouvoir établir les expressions du progrès génétique de la valeur en lignée d'une population en fonction des paramètres génétiques, et selon la méthode de sélection récurrente, nous allons d'abord définir les effets génétiques pour la valeur en lignées et la valeur en test.

Définition des effets génétiques pour la valeur en lignées et la valeur en test

GALLAIS (1978*a*, *b*) a proposé une approche générale des effets génétiques pour la valeur en combinaison variétale et la valeur en test.

En partant d'une table de combinaison 2 à 2 des allèles présents dans la population, et en remplaçant la valeur des génotypes ainsi formés par la valeur des lignées qui peuvent en être tirées, la performance moyenne d'un allèle A_i en combinaison avec tous les allèles de la population permet de définir la valeur en combinaison variétale de tous les génotypes ayant cet allèle : ce sera par définition la valeur additive pour la production de lignées, soit α_{iL}.

La valeur en lignées d'un génotype A_iA_j peut alors s'exprimer en fonction des effets génétiques classiques, ou en fonction des effets définis pour la valeur en lignées :

$$L(A_iA_j) = \mu + \alpha_i + \alpha_j + 1/2\,(\beta_{ii} + \beta_{jj})$$

$$L(A_iA_j) - \mu_L = \alpha_i + \alpha_j + 1/2(\beta_{ii} + \beta_{jj}) - E(\beta_{ii}) = \alpha_{i_L} + \alpha_{j_L}$$

d'où

$$\alpha_{i_L} = \alpha_i + 1/2(\beta_{ii} - E(\beta_{ii}))$$

μ_L est la valeur en lignée de la population (moyenne de toutes les lignées qu'elle peut donner). Il n'y a pas de résidu de dominance β_{ij_L}.
Nous posons :

$\sigma^2_{A_L} = 2\,E(\alpha^2_{i_L})$, variance additive pour la production de lignées. Il est clair que $\sigma^2_{A_L}$ se relie aux composantes classiques de la variance génétique :

$$\sigma^2_{A_L} = \sigma^2_A + \sigma_{AD} + 1/2\,\sigma^2_{D_0} = \sigma^2_L \qquad (24)$$

$$\text{avec } \sigma_{AD} = 2E(\alpha_i\beta_{ii}) \quad \text{et} \quad \sigma^2_{D_0} = E(\beta^2_{ii}) - (E(\beta_{ii}))^2.$$

Les effets d'épistasie peuvent aussi être envisagés. En se limitant à l'épistasie additive × additive, il est clair que :

$$(\alpha\alpha)_{ik_L} = (\alpha\alpha)_{ik}$$

Les effets génétiques pour la valeur en test peuvent être définis selon la même méthode : en partant de la table de combinaison 2 à 2 des allèles de la population, il suffit de remplacer la valeur des génotypes par leur valeur selon le système de test considéré. La performance moyenne d'une allèle A_i, en combinaison avec les autres allèles représente *l'effet additif pour la valeur en test*, soit α_{i_T}. Nous pouvons alors écrire pour la valeur en test d'un génotype A_iA_j :

$$T(A_iA_j) = \mu_T + \alpha_{i_T} + \alpha_{j_T} + \beta_{ij_T}$$

μ_T représentant la moyenne générale de la population selon le système de test T et β_{ij_T} le résidu de dominance, qui pourra ne pas exister. Le tableau 1 donne les valeurs de α_{i_T} pour différents systèmes de test, en fonction des effets génétiques classiques.

Expression du progrès génétique
au niveau de la population résultant de l'intercroisement des unités sélectionnées

D'après l'expression générale du progrès génétique au niveau des variétés données par GALLAIS (1977*a*, *b*, 1978*a*, *b*), la valeur attendue $\mu_{L_{n+1}}$ des lignées que pourra donner la population à la génération $n + 1$, en réponse à la sélection dans la génération n sera :

$$\mu_{L_{n+1}} = \mu_{L_{n,1}} + i\theta\,\frac{\text{cov}\,T_n\,L_{n+1}}{\sqrt{\text{var}\,T_n}}$$

T_n étant la valeur d'un génotype estimée selon le critère de test à la génération n, L_{n+1} la valeur en lignée des enfants de ce génotype après intercroisement, θ le degré de contrôle de la sélection sur les 2 sexes, $\theta = 1$, ou 2 avec une seule génération d'intercroisement; var T_n est la variance phénotypique selon le critère de test T. $\mu_{L_{n,1}}$ serait la valeur en lignée de la population à la génération $n + 1$ s'il n'y avait pas eu sélection à la génération n.

Le progrès génétique peut alors s'écrire, d'une façon générale, quels que soient la ploïdie et les effets génétiques :

$$\Delta G = \mu_{L_{n+1}} - \mu_{L_n} + i\theta \frac{\text{cov } T_n L_{n+1}}{\sqrt{\text{var } T_n}} \qquad (25)$$

Il est formé de 2 parties : l'une due aux systèmes de reproduction utilisés pour passer de la génération n à la génération $n+1$ (nulle en l'absence d'épistasie chez les diploïdes, et sans dominance chez les autopolyploïdes), l'autre due à la sélection.

D'après GALLAIS (1978 *a*), la covariance entre la valeur des unités sélectionnées selon le critère de test T et la valeur en combinaison variétale de leurs enfants, peut s'écrire sous forme d'une covariance entre apparentés; dans le cas de lignées, avec diploïdie :

$$\text{cov } T_n L_{n+1} = 2\,\psi(i/i)\sigma_{A_T A_L} + 4\,\psi(ik/ik)\sigma^2_{AA} \qquad (26)$$

avec

$$\sigma_{A_T A_L} = 2\,E(\alpha_{i_T}\,\alpha_{i_L})$$

α_{i_T} représentant les effets additifs définis pour la valeur en test.

Le tableau 1 donne la valeur des coefficients de parenté $\psi(i/i)$, $(\psi(ik/ik) = (\psi(i/i))^2$ en l'absence de linkage) pour quelques méthodes de sélection, avec la signification de α_{i_T} et de $\sigma_{A_T A_L}$ en termes des composantes classiques.

TABLEAU 1

Expressions de quelques paramètres de la réponse à la sélection de la valeur en lignées selon quelques méthodes de sélection

Méthode	$\psi(i/i)$	α_{i_T}	$\sigma_{A_T A_L}$	cov $T_n L_{n+1}$ (*)
1. Sélection massale.	1/4	$\alpha_{i_M} = \alpha_i$	$\sigma^2_A + (1/2)\,\sigma_{AD}$	$(1/2)\,\sigma_{A \cdot A_L}$
2. Sélection sur S_1. . .	1/4	$\alpha_{i_I} = \alpha_i + (1/4)(\beta_{ii} - E(\beta_{ii}))$	$\sigma^2_A + (3/2)\,\sigma_{AD} + (1/4)\,\sigma^2_{D0}$	$(1/2)\,\sigma_{A_I \cdot A_L}$
3. Sélection sur AGC. .	1/8	$\alpha_{i_G} = \alpha_i$	$\sigma^2_A + (1/2)\,\sigma_{AD}$	$(1/4)\,\sigma_{A \cdot A_L}$
4. Sélection sur valeur en lignée des parents	1/4	$\alpha_{i_L} = \alpha_i + 1/2(\beta_{ii} - E(\beta_{ii}))$	$\sigma^2_A + \sigma_{AD} + (1/2)\,\sigma^2_{D0}$	$(1/2)\,\sigma^2_{A_L}$
5. Sélection sur valeur en lignées des enfants	1/8	$\alpha_{i_L} = \alpha_i + 1/2(\beta_{ii} - E(\beta_{ii}))$	$\sigma^2_A + \sigma_{AD} + (1/2)\,\sigma^2_{D0}$	$(1/4)\,\sigma^2_{A_L}$

(*) En l'absence d'épistasie.

Seules les méthodes 4 et 5 ont une covariance cov $T_n L_{n+1}$ qui n'est fonction que de variances d'effets. Dans le cas de sélection sur la valeur en lignées des parents (méthode 4), la part du progrès génétique due à la sélection peut s'écrire avec $\theta = 2$:

$$\Delta G = i \frac{\sigma^2_{A_L}}{\sqrt{\text{var } L}} = i\,h_L\,\sigma_{A_L}.$$

h_L étant l'héritabilité au sens étroit de la valeur en lignées. On retrouve donc une expression comparable à celle de la sélection massale. De même avec la méthode (5), sélection sur la valeur en lignées des enfants, on retrouverait une expression analogue à celle de la sélection sur l'Aptitude Générale à la Combinaison (AGC) en vue de l'amélioration de la valeur propre d'une population.

Le problème pour le sélectionneur est de retenir la méthode la plus efficace. Il n'est pas obligatoire que ce soit la sélection directe pour la valeur en lignées. Compte tenu de l'héritabilité des différents critères autres que la valeur en lignées et de leur relation avec cette valeur, il n'est pas impossible de trouver des méthodes de sélection indirecte plus efficaces que la sélection directe (d'ailleurs difficile à appliquer). Cela se réalisera si à intensité égale pour chaque méthode :

$$\frac{\text{cov } T_n L_{n+1}}{\sqrt{\text{var } T}} > \frac{\text{cov } L_n L_{n+1}}{\sqrt{\text{var } L}}$$

Soit, si ρ_1 est le coefficient de corrélation génétique entre la valeur des parents selon le critère de test T et la valeur en lignée L des enfants et ρ_2 le coefficient de corrélation génétique de la valeur en lignées des parents et la valeur en lignées des enfants :

$$\rho_1 \frac{{}_G\sigma_T}{\sqrt{\text{var } T}} > \rho_2 \frac{{}_G\sigma_L}{\sqrt{\text{var } L}}$$

${}_G\sigma_T^2$ et ${}_G\sigma_L^2$ représentant les variances génétiques respectivement des valeurs en test et des valeurs en lignées :

D'où : $$\rho_1 > \rho_2 \frac{h_L}{h_T} \qquad (27)$$

h_T étant l'héritabilité (au sens large), du critère de test. Il faut cependant remarquer que l'hypothèse d'intensité égale pour les différentes méthodes n'est pas justifiée; l'intensité de sélection peut être bien plus forte pour une sélection massale que pour une sélection sur descendance (S_1 ou AGC).

Si on utilise le prédicteur de la valeur en lignée ($L = 2\,S - C$), le progrès génétique aura pour expression :

$$\Delta G = i \frac{\text{cov } ((2S - C),\ L)}{\sqrt{\text{var } (2S - C)}}$$

Si le prédicteur est justifié, alors cov $((2\,S - C), L) \simeq \sigma_L^2$ et dans ce cas, le rapport du progrès génétique avec utilisation de prédicteur à celui de la sélection directe sera égal au rapport des écarts types des valeurs phénotypiques : $\dfrac{\text{var } L}{\text{var } (2S - C)}$

En général nous aurons var $(2\,S - C) >$ var L; le progrès avec utilisation du prédicteur sera donc inférieur à celui par sélection directe.

Expression du progrès au niveau des plantes sélectionnées

Pour créer des lignées à partir d'une population à la génération n de sélection récurrente, différents critères T de choix des plantes mères peuvent être utilisés. C'est à ce niveau que les prédicteurs introduits dans la première partie pour-

ront être appliqués. D'une façon générale, le progrès dû à ce choix a pour expression, avec une notation déjà utilisée (formule 25) :

$$\mu^*_{L_m} - \mu_{L_m} = i \frac{\text{cov } T_n L_m}{\sqrt{\text{var } T_n}} \qquad (28)$$

$\mu^*_{L_m}$ représentant la moyenne des lignées dérivables des plantes mères sélectionnées.

Si l'on retient les critères de choix envisagés pour l'étude du progrès de la valeur en lignées d'une population soumise à la sélection récurrente (méthodes 1 à 4, tabl. 1) en l'absence d'épistasie, on retrouve les expressions du progrès génétique correspondant à la sélection récurrente sur les 2 sexes ($\theta = 2$). En présence d'épistasie, limitée pour simplifier, au type additif $\times$ additif, la contribution au progrès de la variance σ^2_{AA} sera 2 fois plus forte; ainsi avec une sélection phénotypique, le progrès au niveau de la population est proportionnel à :

$$2 \text{ cov } T_n L_{n+1} = \sigma_{A.A_L} + 1/2 \ \sigma^2_{AA}$$

et au niveau de la création directe de lignées :

$$\text{cov } T_n L_n = \sigma_{A.A_L} + \sigma^2_{AA}$$

D'une façon plus générale, il serait possible de montrer que chaque cycle d'intercroisement diminuerait de moitié la contribution de l'épistasie. Donc, après plusieurs cycles de panmixie sans sélection, le progrès génétique ne sera fonction que de la covariance $\sigma_{A.A_L}$.

Quelle que soit la méthode de sélection cov $T_n L_n$ peut toujours s'exprimer sous forme d'une covariance entre apparentés :

$$\text{cov } T_n L_n = 2\,\psi(i/i)\sigma_{A.A_L} + 4\,\psi(ik/ik)\sigma^2_{AA}$$

$\psi(i/i) = 1/2$ pour la sélection phénotypique,

$= 1/4$ pour la sélection sur AGC,...

Le critère de test T peut être la valeur en lignée elle-même (méthode 4, tabl.1). Mais pour que cette méthode soit plus efficace que les autres, il faut que :

$$\frac{{}_G\sigma^2_L}{\sqrt{\text{var } L}} > \frac{\text{cov } T_n L_n}{\sqrt{\text{var } T}}$$

soit avec $\rho = \text{cov } T_n L_n / ({}_G\sigma_L \ {}_G\sigma_T)$:

$$h_L > \rho\, h_T$$

ce qui revient à la relation (27) avec $\rho_1 = \rho$ et $\rho_2 = 1$.

Conclusion

L'introduction du concept de valeur en lignées d'un génotype permet d'approcher de façon plus rationnelle la stratégie de la formation de lignées sur la base de leur valeur propre. Ce concept a des conséquences tant au niveau de la sélection récurrente qu'au niveau du développement direct de lignées (création variétale). La formule générale du progrès génétique de la valeur en lignées de la population améliorée doit permettre de rechercher la méthode de sélection la plus efficace. Une telle étude pourrait déjà être réalisée *a priori* par calcul numérique en faisant varier les différents paramètres possibles.

En l'absence des possibilités ouvertes par l'haplo-diploïdisation, les formules de prévision de la valeur en lignées que nous avons établies peuvent permettre d'améliorer l'efficacité de la sélection par rapport à une sélection récurrente sur S_1 ou même sur le phénotype. Le processus de fabrication de lignées peut lui aussi être amélioré, puisqu'il apparaît possible de retenir les génotypes, non seulement sur la base de l'espérance des lignées qu'ils peuvent donner, mais aussi en tenant compte de la variance entre ces lignées potentielles. Il faudrait toutefois que, compte tenu des erreurs d'estimation sur ces paramètres, le progrès génétique par unité de temps ou de moyens soit supérieur à celui qui serait réalisé par simple sélection sur la moyenne des familles S_2 ou F_3 et la variance des familles S_3 ou F_4. La présente étude ne permet pas de conclure sur une réponse à cette question, mais elle apporte les éléments pour la recherche d'une réponse à partir de résultats expérimentaux.

Reçu pour publication en août 1978.

Summary

Concept of line value of a genotype and its possible use in plant breeding

The value in lines of a genotype is defined as the expectation of all lines which can be derived from it. This value can be estimated directly by the single seed descent method or by the use of the haplo-diploïdisation technics, if possible. Some prediction formulae of the lines value are developed for some genetic situations. With epistasis restricted to the additive × additive type, it appears possible to predict the line value of a genotype from twice the value of its progeny derived by self-fertilization (S_1 or F_2) minus its individual value (clonal value or F_1 value). Such a prediction formula can be used as an index.

From a diallel, if the line value (estimated directly or predicted) of each F_1 replaces the F_1 value, it is possible to define : *a*) the general combining ability in line of a parent as the expected value of lines which can be derived from F_1 with this parent; *b*) the specific combining ability in line of two parents. With the triallel and quadriallel mating plans it will be possible to introduce the specific combining ability in line of three and four parents.

From a random point of view a prediction of the line value by a linear regression on values of F_1 or S_0 and of F_2 or S_1 is discussed and studied by a numerical application, with the assumption of absence of epistasis. At the population level such an index, in comparison to the selection on S_1 or F_2 values with the same amount of means, appears only efficient for high heritabilities with strong dominance effects or with low heritabilities and dominance effects not due to interactions between identical alleles. In the situation of biallelism, with allelic frequencies of one half (case of a F_2 population), genetic effects varying from additivity to complete dominance, and low to moderate heritabilities, the expected superiority of such an index does not appear. It appears only with high heritability and superdominance.

In the absence of epistasis, it appears possible to predict the variance of the lines which can be derived from a genotype from variances or covariances of the first two generations of self-fertilization F_2 (S_1) and F_3 (S_2). In this situation and with the genotype represented by a F_1 between two lines the probability of transgression is directly dependant of the covariance between non homologous genes in the parents, taking the F_2 as reference population. If this covariance is positive (coupling in excess in F_1) the probability of transgression is decreased, if negative (repulsion in excess in F_1) the probability is increased.

A general approach of recurrent selection for line ability is presented. Genetic effects are defined for this situation. In absence of epistasis the line ability of a genotype can be entirely interpreted in terms of additive effects for line development. Obviously such new effects include classical additive effect and some dominance effects (between identical genes). The additive × additive type of epistasis is the same as in classical models.

An expression of the genetic advance at the level of line value of the population is given, and is valid whatever are genetic effects, level of ploidy, and criterion of test. The covariance between the value of one genotype according to a particular system of test and the line value of

its offspring (after intercrossing), can be interpreted in terms of covariances between relatives, in which it appears covariance between additive values defined for the testing system and additive values defined for line development ($\sigma_{A_TA_L}$) and variance of additive × additive epistasis. Some particular breeding methods are considered. It appears possible to have some indirect selection more efficient that direct selection.

Genetic advance is also considered for direct line development from the population. The coefficient of $\sigma_{A_TA_L}$ is the same as for recurrent selection, but the coefficient of the additive × additive variance is twice that for recurrent selection.

Références bibliographiques

CASALI V. W. D., TIGCHELAAR E. C., 1975*a*. Breeding progress in tomato with pedigree selection and single seed descent. *J. Amer. Sci. hort. Sci.*, **100**, 362-364.

CASALI V. W. D., TIGCHELAAR E. C., 1975*b*. Computer simulation studies comparing pedigree, bulk and single seed descent in self pollinated populations. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **100**, 364-367.

CLAUSTRIAU J. J., ROUSSEAU J., 1974. Analyse statistique de résultats d'essais à blanc. *Biométrie-Praximétrie*, **14**, 57-79.

EASTON H. S., 1976. *Étude comparative d'effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de* Festuca pratensis *Huds.* Thèse Fac. Sci. Orsay, 202 p.

GALLAIS A., 1970. Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. I. Expression générale. *Ann. Génet. Sel. anim.*, **2**, 281-310. II. Évolution en régime d'autofécondation. *Ann. Génét. Sel. anim.*, **2**, 417-27.

GALLAIS A., 1974. Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics*, **30**, 429-446.

GALLAIS A., 1975. Prévision de la vigueur et sélection des parents d'une variété synthétique. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 233-264.

GALLAIS A., 1976. Effects of competition on means, variances and covariances in Quantitative genetics with an application to general combining ability selection. *Theoret. applied. Genet.*, **47**, 189-195.

GALLAIS A., 1977*a*. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. Bases théoriques pour l'étude de la sélection récurrente intrapopulation. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 281-329.

GALLAIS A., 1977*b*. A theoretical approach of plant breeding with some comparisons between diploids and autopolyploids. *Mendeleum Symposium*, Lednice Na Morave, CSSR.

GALLAIS A., 1977*c*. *Étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde*. Thèse Fac. Sci. Orsay, 341 p.

GALLAIS A., 1978*a*. The concept of varietal ability in plant breeding. Communication to the *3rd Meeting of Eucarpia Section « Biometrics in Plant Breeding »* Cambridge, April 4-7.

GALLAIS A., 1978*b*. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. II. Le concept de valeur variétale et ses conséquences pour la sélection récurrente. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 269-287.

GALLAIS A., 1978*c*. Quelques réflexions sur les modèles actuels de la Génétique Quantitative et sur leur place en Amélioration des Plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 141-148.

GALLAIS A., 1978*d*. Place de l'haploïdie dans un schéma de sélection. *Sélectionneur fr.*, **26**, 39-49.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique*. Thèse Fac. Sci., Paris, 295 p.

GRIFFING B., 1975. Efficiency changes due to use of doubled-haploids in recurrent selection methods. *Theor. appli. Genet.*, **46**, 367-386.

JINKS J. L., POONI H. S., 1976. Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. *Heredity*, **36**, 253-266.

MATHER K., JINKS J. L., 1971. *Biometrical Genetics*. 2nd Edition, Chapman and Hall, 382 p.

RAWLINGS J. O., COCKERHAM C. C., 1962*a*. Triallel analysis. *Crop Sci.*, **2**, 228-231.

RAWLINGS J. O., COCKERHAM C. C., 1962*b*. Analysis of double cross hybrid populations. *Biometrics*, **18**, 229-244.

SMITH H. F., 1938. An empirical law describing heterogeneity in the yield of agricultural crops. *J. agric. Sci.*, **28**, 1-2-3.

WALSH E. J., 1974. Efficiency of the haploid method of breeding autogamous diploid species: A computer simulation study, in « *Haploids in higher Plants* ». *Proc. 1st Inter. Symp.*, University of Guelph, 195-209.

Annexe

Etude de l'efficacité de trois prédicteurs de la valeur en lignées

$$Y_0 = a_0 + a_1 S_I + a_2 C_I \qquad \text{équation (11)}$$

$$\left.\begin{aligned} Y_1 &= a'_0 + a'_1 S_I \\ Y_2 &= a''_0 + a''_2 C_I \end{aligned}\right\} \qquad \text{équations (12) et (13)}$$

Les progrès génétiques attendus ont respectivement comme expressions :

$$\Delta_0 = i \operatorname{cov} L Y_0 / \sqrt{\operatorname{var} Y_0}$$

$$\Delta_1 = i \operatorname{cov} L S / \sqrt{\operatorname{var} S}$$

$$\Delta_2 = i \operatorname{cov} L C / \sqrt{\operatorname{var} C}$$

i étant l'intensité de sélection supposée égale pour les 3 prédicteurs. Dans ce qui suit nous noterons par var S ou var C les variances phénotypiques des valeurs S et C et par σ^2_S ou σ^2_C les variances génétiques correspondantes. Nous nous plaçons dans le cas où au niveau génétique : $L = 2S - C$, d'où

$$\operatorname{cov} L Y_0 = a_1 \operatorname{cov} L S + a_2 \operatorname{cov} L C$$

$$\operatorname{cov} L S = \operatorname{cov} S(2\ S - C) = 2\ \sigma^2_S - \operatorname{cov} SC$$

$$\operatorname{cov} L C = \operatorname{cov} C(2\ S - C) = 2\ \operatorname{cov} SC - \sigma^2_C$$

Posons :

$$s = \sigma_S / \sigma_C, \quad \rho = \operatorname{cov} SC / \sigma_C \sigma_S, \quad H_C = \sigma^2_C / \operatorname{var} C, \quad H_S = \sigma^2_S / \operatorname{var} S$$

il en résulte d'après les expressions des coefficients a_1 et de a_2 données dans le texte :

$$a_1 = s \left(\frac{K_S}{H_C} - \rho K_C \right) \sigma^4_C / D$$

$$a_2 = s^2 \left(\frac{K_C}{H_S} - \rho K_S \right) \sigma^4_C / D$$

D étant le dénominateur ($D = \operatorname{var} S \operatorname{var} C - (\operatorname{cov} SC)^2$),
et $K_S = 2\ s - \rho \quad K_C = 2\ \rho s - 1$

d'où
$$\operatorname{cov} L Y_0 = s^2 \left(\frac{K^2_S}{H_C} + \frac{K^2_C}{H_S} - 2\ \rho K_S\ K_C \right) \sigma^6_C / D$$

$$\operatorname{var} Y_0 = s^4 \left(1 - \rho^2\ H_C\ H_S \right) \left(\frac{K^2_S}{H_C} + \frac{K^2_C}{H_S} - 2\ \rho K_C\ K_S \right) / \left(H_C\ H_S\ D^2 \right)$$

$$\Delta_0 = i \frac{H_S K^2_S + H_C K^2_C - 2\ \rho H_S H_C K_S K_C}{\sqrt{(1 - \rho^2 H_C H_S)\ (H_S K^2_S + H_C K^2_C - 2\ \rho H_S H_C K_S K_C)}}\ \sigma_C$$

(si ρ, H_C et H_S sont différents de 1).

$$\Delta_1 = i\ K_S \sqrt{H_S} \sigma_C$$

$$\Delta_2 = i\ K_C \sqrt{H_C} \sigma_C$$

TABLEAU 2

Situations étudiées : dans le cas de biallèlisme, situations 1 à 9 : fréquences géniques différentes de 1/2 (population quelconque); situations 10 à 13 : fréquences géniques égales à 1/2 (cas d'une F_2). La situation 10 correspond au cas de dominance complète.

Situations	V_A	V_D	C_{AD}	V_0	ρ	s^2	τ
1	1	0	0	0	1	1	0,66
2	0,50	0,50	0	0,25	0,9	0,66	0,52
3	0,50	0,50	0	0,50	0,9	0,69	0,50
4	0,50	0,50	— 0,25	0,25	1,0	0,41	0,54
5	0,50	0,50	— 0,25	0,50	0,9	0,44	0,50
6	0,25	0,75	0	0,25	0,9	0,47	0,44
7	0,25	0,75	0	0,50	0,9	0,50	0,42
8	0,25	0,75	— 0,25	0,50	1,0	0,25	0,36
9	0,67	0,33	— 0,27	0,06	1,0	0,49	0,66
10	0,66	0,33	0	0	1,0	0,75	0,60
11	0,80	0,20	0	0	1,0	0,85	0,80
12	0,50	0,50	0	0	0,9	0,63	0,56
13	0,25	0,75	0	0	0,9	0,44	0,47

Le rapport des progrès ne dépend donc que de H_S, H_C, ρ et s. En posant $\sigma_C = 1$, il est alors possible de comparer par le calcul numérique les valeurs des progrès Δ_0, Δ_1, Δ_1, Δ_2, en faisant varier les valeurs de H_S, H_C, ρ et s dans les domaines possibles. H_S et H_C dépendent de la structure expérimentale. Pour les unités C (F_1 entre les lignées homozygotes), la variance phénotypique interparcellaire peut s'écrire, en l'absence d'interaction entre individus d'une parcelle :

$$\text{var } C = \sigma_C^2 + (\sigma_p^2 + \sigma_e^2/n)/b$$

b étant le nombre de répétitions, σ_p^2 la variance milieu inter-parcellaire, σ_e^2 la variance milieu au niveau individuel dans la parcelle, n le nombre d'individus par parcelle. Pour calculer la variance résiduelle inter-parcellaire ($\sigma_p^2 + \sigma_e^2/n$) nous avons en fait utiliser la formule de SMITH (1938) en posant

$$\sigma_p^2 + \sigma_e^2/n = \sigma^2/n^\beta \quad \text{avec} \quad \sigma_p^2 = \sigma_p^2 + \sigma_e^2$$

ce qui revient à ne définir un coefficient de corrélation entre individus d'une même parcelle : $r = \sigma_p^2/(\sigma_p^2 + \sigma_e^2)$ d'où la relation

$$[nr + (1 - r)]/n = 1/n^\beta$$

n étant fixé, il y a une liaison directe entre r et β. $\beta = 1$ correspond à $r = 0$ (ou $\sigma_p^2 = 0$), il y a indépendance entre les effets « milieu » affectant les individus d'une même parcelle; $\beta = 0$ correspond à $r = 1$, ($\sigma^2_e = 0$) il y a une liaison totale entre les effets. CLAUSTRIAU et ROUSSEAUX (1972) ont montré que ce coefficient varie en pratique de 0,40 à 0,70.

Soit alors H l'héritabilité au sens large :

$$H = \sigma_C^2/(\sigma_C^2 + \sigma^2)$$

TABLEAU 3

Efficacités relatives des prédicteurs de la valeur en lignées, selon l'héritabilité (h^2), les situations génétiques envisagées (tabl. 2) et le nombre total de parcelles utilisées pour la prévision relative à un génotype (S_0 ou F_1), dans le cas général (multiallèlisme, fréquences génétiques quelconques). Les prédicteurs Y_0, Y_1, Y_2 sont notés 0, 1, 2 et le rapport de leurs efficacités : 1 /0, 2 /0, 1 /2. Le numéro des situations génétiques correspond à celui indiqué au tableau 2. Les résultats correspondent au cas ou le nombre d'individus par parcelle (n) est 10, et avec un coefficient β de SMITH égal à 0,66. Les conclusions seraient peu modifiées pour des valeurs plus faibles.

Nombre parcelles		2			3			4			5		
Situations génétiques	h^2	1 /0	2 /0	1 /2	1 /0	2 /0	1 /2	1 /0	2 /0	1 /2	1 /0	2 /0	1 /2
9	0,1	0,88	1,08	0,81	0,87	1,04	0,84	0,88	1,02	0,86	0,89	1,02	0,88
	0,3	0,93	1,04	0,90	0,94	1,02	0,93	0,95	1,01	0,94	0,96	1,01	0,95
	0,6	0,97	1,01	0,96	0,97	1,01	0,97	0,98	1,00	0,98	0,98	1,00	0,98
4	0,1	0,93	1,04	0,89	0,96	1,03	0,93	0,96	1,00	0,96	0,98	1,00	0,98
	0,3	1,00	0,98	1,02	1,03	0,98	1,06	1,02	0,94	1,08	1,01	0,93	1,10
	0,6	1,04	0,95	1,10	1,03	0,91	1,12	1,02	0,89	1,14	1,01	0,88	1,14
	0,9	1,03	0,90	1,14	0,99	0,86	1,15	0,97	0,84	1,16	0,86	0,82	1,16
5	0,1	1,07	0,91	1,17	1,05	0,86	1,22	1,04	0,83	1,26	1,04	0,80	1,29
	0,3	1,11	0,84	1,33	1,07	0,78	1,37	1,04	0,74	1,40	1,02	0,72	1,42
	0,6	1,09	0,76	1,42	1,01	0,70	1,45	0,98	0,67	1,46	0,95	0,65	1,47
	0,9	0,98	0,67	1,47	0,90	0,61	1,48	0,87	0,59	1,49	0,85	0,57	1,49
7	0,1	1,20	0,70	1,71	1,11	0,63	1,78	1,08	0,59	1,82	1,05	0,57	1,86
	0,3	1,16	0,62	1,89	1,06	0,54	1,95	1,02	0,51	1,98	0,99	0,49	2,01
	0,6	1,06	0,53	1,99	0,96	0,47	2,03	0,92	0,45	2,05	0,90	0,43	2,07
	0,9	0,93	0,46	2,04	0,86	0,41	2,07	0,83	0,40	2,08	0,81	0,39	2,09

il en résulte :

$$H_C = 1/[1 + (1 - H)/(Hb\,n^{\beta})],$$ b étant le nombre de répétitions.

De même en partant de l'expression de H_S :

$$H_S = \sigma^2/[\sigma^2_S + (\sigma^2_p + \sigma^2_w/n)/b]$$

avec

$$\sigma^2_w = [(\sigma^2_{G_t} - \sigma^2_S) + \sigma^2_e]/n$$

$\sigma^2_{G_t}$ étant la variance génétique totale des individus issus de l'autofécondation des plantes C (ou des F_1); on obtient en posant $t = \sigma_{G_t}/\sigma_C$

$$H_S = 1/\{1 + [(t^2 - s^2)/n + (1 - H)/(Hn^{\beta})]/b\}$$

En fait il est évident que l'on ne peut pas définir t indépendamment de s. En effet $s^2 = \tau t^2$, τ étant le coefficient de corrélation génétique intra-classe.

TABLEAU 4

Efficacités relatives des prédicteurs de la valeur en lignées selon l'héritabilité (h^2), les situations génétiques envisagées (tabl. 2) et le nombre total de parcelles utilisées pour la prévision relative à un génotype, dans le cas d'une sélection à l'intérieur d'une F_2. Les notations utilisées et les conditions expérimentales (nombre d'individus par parcelle, valeur du coefficient β) sont les mêmes qu'au tableau 3.

Nombre de parcelles		2			3			4			5		
Situations génétiques	h^2	1/0	2/0	1/2	1/0	2/0	1/2	1/0	2/0	1/2	1/0	2/0	1/2
13	0,1	1,07	0,91	1,17	1,05	0,86	1,22	1,04	0,83	1,26	1,04	0,81	1,29
	0,3	1,11	0,84	1,32	1,07	0,78	1,37	1,04	0,74	1,40	1,02	0,72	1,42
	0,6	1,09	0,77	1,42	1,12	0,78	1,44	0,98	0,67	1,46	0,96	0,65	1,47
10	0,1	1,03	0,96	1,06	1,02	0,94	1,08	1,02	0,94	1,08	1,01	0,92	1,10
	0,3	1,04	0,94	1,11	1,03	0,92	1,12	1,02	0,90	1,13	1,01	0,89	1,13
	0,6	1,04	0,92	1,13	1,02	0,90	1,14	1,01	0,88	1,14	1,00	0,88	1,15
11	0,1	1,01	0,98	1,03	1,01	0,97	1,04	1,01	0,96	1,05	1,01	0,96	1,05
	0,3	1,02	0,97	1,05	1,01	0,95	1,06	1,01	0,98	1,07	1,01	0,94	1,07
	0,6	1,02	0,96	1,06	1,01	0,95	1,07	1,01	0,94	1,07	1,01	0,93	1,08

Les paramètres à considérer sont donc au nombre de 7 : s^2 le rapport des variances σ^2_S et σ^2_C, ρ la corrélation génétique entre S et C, τ la corrélation génétique intra-familles S, H l'héritabilité au sens large, b le nombre de répétitions, n le nombre d'individus par parcelle, et β une mesure de corrélation environnementale entre individus d'une même parcelle. Pour la comparaison entre méthodes, nous avons supposé qu'il y avait le même nombre d'individus par unité à tester; pour la méthode utilisant les 2 générations C et S, b_1 répétitions ont été affectées à C et b_2 à S, avec la contrainte $b_1 + b_2 = b$.

Choix des valeurs des paramètres

Dans le cas général de multiallèlisme et degré quelconque de dominance (incluant la superdominance), les paramètres génétiques (ρ, s, τ) peuvent sans doute varier de façon assez indépendante, puisqu'ils sont fonction de 5 paramètres. Ainsi en appliquant les formules de GILLOIS (1964) de variances et covariances dans les populations consanguines : (en posant $\sigma^2_C = 1$) nous avons les relations (avec l'hypothèse d'absence de linkage).

$$\text{cov } SC = \rho\, s = V_A + 1/2\, C_{AD} + 1/2\, V_D$$

$$\text{var } S = s^2 = V_A + C_{AD} + 1/4\, V_D + 1/8\, V_0$$

$$\text{var } C = 1 = V_A + V_D$$

$$\text{var } W_G = t^2 - s^2 = 1/2\, V_A + C_{AD} + 1/4\, V_D + 3/8\, V_0 + 1/4\, D_0^2$$

TABLEAU 5

Intérêt pour la sélection sur la valeur en lignées de la combinaison de la valeur phénotypique de la plante mère (S_0 ou F_1), à la valeur de sa descendance en autofécondation par rapport à l'utilisation de cette seule valeur (S_1 ou F_2)étudiée sur 1, 2 ou 3 répétitions. Le premier chiffre d'une case pour une combinaison situation génétique × héritabilité × nombre de répétitions indique le rapport des 2 progrès et il est suivi des valeurs de ces progrès en unités d'écart-types de la variance génotypique (sélection sur S1 /Sélection « combinée ») pour une intensité de sélection donnée. Nous avons pris les résultats correspondant à $n = 5$ individus par parcelle (ces différences disparaissant très vites en augmentant le nombre d'individus par parcelle et surtout le nombre de répétitions). Le coefficient β de SMITH est toujours égal à 0,66.

Nombre de répétitions		1	2	3
Situations génétiques	h^2			
Additivité . . .	0,1	0,89 (0,49 /0,55)	0,95 (0,62 /0,65)	0,97 (0,69 /0,71)
	0,3	0,93 (0,72 /0,78)	0,97 (0,83 /0,85)	0,99 (0,88 /0,89)
	0,6	0,96 (0,87 /0,91)	0,99 (0,93 /0,94)	0,99 (0,95 /0,96)
	0,8	0,97 (0,92 /0,95)	0,99 (0,96 /0,97)	0,99 (0,97 /0,98)
F_2 (dominance complète) . .	0,1	0,89 (0,33 /0,37)	0,95 (0,43 /0,45)	0,97 (0,49 /0,50)
	0,3	0,94 (0,51 /0,55)	0,98 (0,60 /0,62)	0,99 (0,64 /0,65)
	0,6	0,97 (0,64 /0,65)	1,00 (0,69 /0,69)	1,00 (0,71 /0,71)
	0,8	0,98 (0,66 /0,68)	1,00 (0,82 /0,72)	0,99 (0,73 /0,74)
4	0,1	0,82 (0,10 /0,12)	0,91 (0,13 /0,15)	0,94 (0,15 /0,16)
	0,3	0,88 (0,17 /0,19)	0,95 (0,20 /0,21)	0,98 (0,22 /0,23)
	0,6	0,94 (0,22 /0,24)	0,99 (0,25 /0,25)	1,00 (0,26 /0,26)
	0,8	0,98 (0,25 /0,26)	1,00 (0,27 /0,27)	1,00 (0,27 /0,27)
5	0,1	0,89 (0,13 /0,15)	0,95 (0,16 /0,18)	0,97 (0,20 /0,21)
	0,6	0,94 (0,22 /0,23)	0,99 (0,27 /0,27)	1,00 (0,29 /0,29)
	0,6	0,99 (0,29 /0,29)	1,00 (0,32 /0,32)	0,99 (0,34 /0,34)
	0,8	1,00 (0,32 /0,32)	0,98 (0,35 /0,35)	0,97 (0,36 /0,37)
7	0,1	0,96 (0,19 /0,20)	0,99 (0,26 /0,26)	0,99 (0,30 /0,30)
	0,3	0,99 (0,31 /0,32)	1,00 (0,38 /0,38)	1,00 (0,42 /0,42)
	0,6	1,00 (0,40 /0,40)	0,98 (0,45 /0,46)	0,97 (0,48 /0,49)
	0,8	0,98 (0,44 /0,45)	0,94 (9,48 /0,51)	0,92 (0,49 /0,54)

avec $V_A = 2\,E(\alpha_i^2)$, $C_{AD} = E(\alpha_i\beta_{ii})$, $V_D = E(\beta_{ij}^2)$, $V_0 = E(\beta_{ii}^2) - [E(\beta_{ii})]^2$, $D_0 = E(\beta_{ii})$ (α_i représente l'additivité et β la dominance, un indice i ou j représente une classe d'identité; la sommation peut être faite sur les n loci intervenant).

Dans le cas de biallèlisme, avec des fréquences géniques différentes de 1 /2, des relations assez fortes existent entre les composantes des variances et covariances, ainsi $D_0^2 = V_D$, et de plus, si $V_0 = 0$, cela entraîne $C_{AD} = V_D = 0$, et si

$V_0 \neq 0$, $V_D \neq 0$. Nous avons donc examiner une série de situations en se fixant les composantes des variances et covariances en respectant ces contraintes, plus les contraintes liées à la nature des variances et covariances étudiées : $s^2 > 0$, $t^2 - s^2 > 0$, et $-1 < \rho < 1$. Ainsi, nous avons étudié les situations « cohérentes » (du point de vue des contraintes) données dans le tableau 2 (situations 1 à 9). Nous n'avons considéré que des valeurs négatives de C_{AD}, en nous basant sur certains résultats expérimentaux (GALLAIS, 1977*c*; EASTON, 1976). Il est remarquable que, quelles que soient les situations envisagées, le coefficient de corrélation ρ_{SC} est toujours très élevé.

Le cas de biallèlisme, avec $p = q = 1/2$ est particulièrement intéressant à étudier, puisqu'il correspond à la situation d'une F_2 entre 2 lignées homozygotes. Dans ce cas, le nombre de composantes des variances et covariances se réduit à 2, car $C_{AD} = V_0 = 0$. Il suffit alors de se fixer la proportion de variance additive au niveau de la F_2 (situations 10 à 13 du tabl. 2). Si $V_D/V_A > 1\backslash 2$ il y a superdominance, $V_D/V_A \leqslant 1\backslash 2$ il y a dominance partielle ou complète.

Nous ne donnons dans les tableaux 2 à 5 que quelques résultats des applications numériques réalisées.

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 23-41.

Application du concept de valeur variétale à la théorie de la sélection de variétés hybrides

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Résumé

Les effets génétiques sont définis pour les valeurs en combinaison variétale hybride simple, hybride double et hybride trois voies. Ils permettent une expression générale du progrès génétique des valeurs en combinaison variétale considérées pour une population améliorée par sélection récurrente, quel que soit le critère de test. Le progrès génétique par création directe de variétés au niveau d'une population est aussi envisagé. De nouveaux prédicteurs de la valeur des variétés hybrides trois voies et hybrides doubles sont présentés; ils permettent d'obtenir des prédicteurs des valeurs variétales.

Introduction

Le concept de valeur variétale (GALLAIS, 1978 *a*, *b*) peut s'appliquer à n'importe quel type de variétés. Il généralise la notion d'aptitude générale variétale introduite pour les variétés synthétiques (WRIGHT, 1973, 1974; GALLAIS, 1974, 1975 *a*, *b*). Il permet de poser le problème de la sélection et de la création de variétés sous forme générale montrant les différents niveaux d'action possibles pour augmenter le progrès génétique.

La sélection des variétés hybrides a déjà fait l'objet de nombreuses études théoriques. Aussi le but de cet article est peut-être plus de présenter le problème sous une forme nouvelle et simple, grâce au concept de valeur variétale, plutôt que d'apporter des résultats nouveaux. Pour la généralité de l'approche, nous définirons au niveau d'une population, un hybride simple comme le résultat du croisement de deux génotypes, un hybride double comme le résultat du croisement de deux hybrides simples non apparentés (c'est-à-dire le croisement de deux familles indépendantes de pleins frères), et un hybride trois voies comme le résultat du croisement d'un génotype et d'un hybride simple non apparenté. Cette définition est plus large que la définition classique en amélioration des plantes qui suppose que les génotypes utilisés sont des lignées homozygotes.

1. — Définition des effets génétiques

L'aptitude générale variétale ou valeur variétale d'un génotype est la valeur moyenne (espérance) de toutes les variétés du type considéré ayant en commun ce génotype : c'est aussi la contribution de ce génotype à la valeur de la variété. Les aptitudes spécifiques variétales à 2 parents et plus se définissent comme des interactions à partir de la moyenne des variétés ayant en commun les parents considérés. La signification de telles aptitudes a déjà été précisée en fonction des effets génétiques classiques pour les différents types de variétés hybrides (GALLAIS, 1978*b*). Nous allons ici introduire une définition directe des effets génétiques pour la valeur variétale d'un génotype, et pour la décomposition de la valeur d'une variété. Dans ce qui suit nous représentons par α, β $(\alpha\alpha)$, $(\alpha\beta)$ $(\beta\beta)$ respectivement l'additivité, la dominance, et les épistasies additive × additive, additive × dominance, dominance × dominance.

1.1. — *Pour le développement d'hybrides simples*

1.11. — *Valeur d'un génotype en combinaison variétale hybride simple*

La valeur centrée $HS_{i_1j_1}$ d'un génotype $A_{i_1}A_{j_1}$ en combinaison hybride simple est par définition son aptitude générale à la combinaison soit $(1/2)(\alpha_{i_1} + \alpha_{j_1})$, α_{i_1} représentant l'effet additif du gène A_{i_1}. C'est la valeur variétale en combinaison hybride simple de ce génotype; il est donc possible de la décomposer en fonction des effets des gènes définis au niveau de la combinaison variétale :

$$HS_{i_1j_1} = (1/2)\alpha_{i_1} + (1/2)\alpha_{j_1} = {}_{HS}\alpha_{i_1} + {}_{HS}\alpha_{j_1}$$

Pour la production d'hybrides simples, l'effet variétal additif d'un gène A_i soit ${}_{HS}\alpha_i$ est donc égal à la moitié de l'effet additif classique (${}_{HS}\alpha_{i_1} = (1/2)\alpha_{i_1}$) et il n'y a pas de dominance (${}_{HS}\beta_{i_1j_1} = 0$). En présence d'épistasie, seule additive × additive va contribuer à la valeur variétale génotypique, et pour un génotype réduit à deux loci A et B, soit A_{i_1}, A_{j_1} B_{k_1} B_{l_1},

$$HS_{i_1j_1i_1k_1l_1} = (1/2)\,(\alpha_{i_1} + \alpha_{j_1} + \alpha_{k_1} + \alpha_{l_1}) + (1/4)\,[(\alpha\alpha)_{i_1k_1} + (\alpha\alpha)_{i_1l_1} + (\alpha\alpha)_{j_1k_1} + (\alpha\alpha)_{j_1l_1}]$$

Cette expression montre donc qu'il est possible d'écrire :

$${}_{HS}(\alpha\alpha)_{i_1k_1} = (1/4)\,(\alpha\alpha)_{i_1k_1} \qquad {}_{HS}(\alpha\beta)_{i_1k_1l_1} = {}_{HS}(\beta\beta)_{i_1j_1k_1l_1} = 0$$

S'il s'agit à partir du génotype de développer des lignées qui serviront à produire des hybrides simples, les mêmes relations restent. Cela signifie qu'il est possible de sélectionner au niveau hétérozygote pour la valeur variétale au niveau homozygote.

Si maintenant on considère une table de combinaison diallèle de génotypes et que chaque F_1 soit remplacée par sa valeur variétale en combinaison hybride simple, il est possible de définir les effets génotypiques principaux comme des effets *d'aptitude générale à la combinaison pour la valeur variétale* et les effets d'interactions comme des effets *d'aptitude spécifique à la combinaison* pour *la valeur variétale*. En l'absence d'épistasie, d'après ce qui précède, la valeur variétale d'une F_1 sera totalement prévue par les effets principaux. La présence d'épistasie, même limitée au type additif × additif, introduira des effets d'aptitude spécifique à la combinaison pour la valeur variétale.

1.12. — *Décomposition de la valeur d'un hybride simple*

Soit un hybride simple $A_{i_1}A_{j_1} \times A_{k_2}A_{j_2}$. Sa valeur peut se décomposer selon un modèle factoriel :

$$Y_{i_1j_1,i_2j_2} = \mu_{HS} + {}_{HS}\alpha_{i_1} + {}_{HS}\alpha_{j_1} + {}_{HS}\alpha_{i_2} + {}_{HS}\alpha_{j_2} + {}_{HS}\beta_{i_1i_2} + {}_{HS}\beta_{i_1j_2} + {}_{HS}\beta_{j_1i_2} + {}_{HS}\beta_{j_1j_2}$$

Considérons une population de tels hybrides simples, dans le cas de diploïdie, et soit p_{i_1} la fréquence du gène A_{i_1}. Alors :

$$Y_{i_1j_1,..} = \sum_{i_2}\sum_{j_2} p_{i_2}\, p_{j_2}(Y_{i_1j_1,\ i_2j_2} - \mu_{HS})$$

définit la valeur variétale centrée du génotype $A_{i_1}A_{j_1}$, et

$$Y_{i_1,..} = \sum_{j_1}\sum_{i_2}\sum_{j_2} p_{j_1}\, p_{i_2}\, p_{j_2}(Y_{i_1j_1,\ i_2j_2} - \mu_{HS}) = {}_{HS}\alpha_{i_1}$$

définit l'effet additif pour la valeur en combinaison variétale hybride simple. De même

$$\sum_{j_1}\sum_{j_2} p_{j_1}\, p_{j_2}(Y_{i_1j_1,i_2j_2} - \mu_{HS}) - {}_{HS}\alpha_{i_1} - {}_{HS}\alpha_{i_2} = {}_{HS}\beta_{i_1i_2}$$

permet de définir l'effet de dominance au niveau de l'hybride simple. Cet effet se relie directement à l'effet classique définit au niveau de la population d'individus.

$${}_{HS}\beta_{i_1i_2} = (1/4)\beta_{i_1i_2}$$

A ces effets, il est possible d'associer une variance; nous noterons :

$$\sigma^2_{A_{HS}} = 2\ E({}_{HS}\alpha^2_{i_1})$$
$$\sigma^2_{D_{HS}} = E({}_{HS}\beta^2_{i_1i_2})$$

1.2. — *Pour le développement d'hybrides doubles*

1.2.1. — *Valeur d'un génotype en combinaison variétale hybride double*

Dans une population d'hybrides doubles, considérons la moyenne centrée de tous ceux faisant intervenir un même parent $A_{i_1}A_{j_1}B_{k_1}B_{l_1}$; c'est par définition l'aptitude générale variétale, ou valeur variétale de ce génotype en combinaison hybride double :

$$\mu_{HD_{ijkl}} - \mu_{HD} = (1/4)\ (\alpha_{i_1} + \alpha_{jl} + \alpha_{k_1} + \alpha_{l_1}) + (1/16)\ [(\alpha\alpha)_{i_1k_1} + (\alpha\alpha)_{i_1l_1} + (\alpha\alpha)_{j_1k_1} + (\alpha\alpha)_{j_1l_1}]$$

Si les effets génétiques étaient définis directement au niveau hybride double, nous aurions donc :

$${}_{HD}\alpha_{i_1} = (1/4)\alpha_{i_1}$$
$${}_{HD}(\alpha\alpha)_{i_1k_1} = (1/16)\ (\alpha\alpha)_{i_1k_1}$$

et comme précédemment les autres composantes de l'épistasie n'existent pas.

Si des lignées sont développées à partir de ce génotype avant de les étudier en combinaison hybride double, les mêmes relations restent. Là encore, il est possible de sélectionner au niveau hétérozygote pour la valeur variétale au niveau homozygote.

Comme pour les hybrides simples, en l'absence d'épistasie, la valeur variétale d'une F_1 sera prévue par l'AGC pour la valeur variétale de ses parents; seule l'épistasie additive × additive fait apparaître une ASC pour la valeur variétale.

1.22. — *Décomposition de la valeur d'un hybride double*

La valeur d'un hybride double $(A_{i_1}A_{j_1} \times A_{i_2j_2})\,(A_{i_3}A_{j_3} \times A_{i_4}A_{j_4})$ peut se décomposer selon un modèle factoriel analogue à celui introduit pour l'hybride simple. Nous écrirons de façon condensée :

$$Y_{(i_1j_1,i_2j_2)\,(i_3j_3,i_4j_4)} = \mu_{HD} + \underbrace{\sum_{1}^{4}({}_{HD}\alpha_{i_1} + {}_{HD}\alpha_{j_1})}_{8 \text{ termes } {}_{HD}\alpha} + \underbrace{\Sigma({}_{HD}\beta_{i_3i_3} + {}_{HD}\beta_{i_1j_3} + {}_{HD}\beta_{j_1i_3} + {}_{HD}\beta_{j_1j_3})}_{16 \text{ termes } {}_{HD}\beta}$$

avec

$${}_{HD}\alpha_{i1} = \mathop{E}_{j_1}\mathop{E}_{i_2}\mathop{E}_{j_2}\mathop{E}_{i_3}\mathop{E}_{j_3}\mathop{E}_{i_4}\mathop{E}_{j_4}(Y_{(i_1j_1,\,i_2j_2)\,(i_3j_3,\,i_4j_4)} - \mu_{HD})$$

$${}_{HD}\beta_{i_1i_3} = \mathop{E}_{j_1}\mathop{E}_{j_3}\mathop{E}_{i_2}\mathop{E}_{j_2}\mathop{E}_{i_4}\mathop{E}_{j_4}(Y_{(i_1j_1,i_2j_2)\,(i_3j_3,i_4j_4)} - \mu_{HD}) - {}_{HD}\alpha_{i_1} - {}_{HD}\alpha_{i_3}$$

et en relation avec les effets définis au niveau de la population :

$${}_{HD}\alpha_{i_1} = (1/4)\alpha_i, \quad {}_{HD}\beta_{i_1i_3} = (1/16)\beta_{i_1i_3}$$

Nous introduisons les variances :

$$\sigma^2_{A_{HD}} = 2\,E({}_{HD}\alpha^2_{i_1}) \text{ et } \sigma^2_{D_{HD}} = E({}_{HD}\beta^2_{i_1i_3})$$

1.3. — *Pour le développement d'hybrides trois voies*

Dans ce cas, il n'est pas nécessaire d'introduire de nouveaux paramètres, mais il faut tenir compte de la place des parents dans l'hybride (AB)C. Ainsi la valeur variétale du parent lignée (C) sera celle d'une lignée en combinaison hybride simple, et la valeur variétale d'un parent (A) de l'hybride simple (AB) sera celle du même parent en combinaison hybride double.

1.4. — *Pour le critère de test*

Les effets génétiques peuvent être définis de la même façon pour les critères de test que pour la valeur variétale (GALLAIS, 1978*a*, 1979). On définit ainsi la valeur d'un génotype selon chaque critère de test $\mathcal{T}$ utilisé. Si celui-ci fait appel à des combinaisons hybrides ou synthétiques, la valeur en test d'un génotype correspond à la contribution de ce génotype à la valeur de la descendance obtenue. Ainsi la valeur génotypique en test d'AGC, correspond à la valeur variétale en hybride simple introduite précédemment. D'une façon générale, pour un génotype A_iA_j, nous écrirons :

$$\mathcal{T}(A_iA_j) = \mu_T + {}_T\alpha_i + {}_T\alpha_j + {}_T\beta_{ij}$$

α et β représentant toujours les effets d'additivité et de dominance.

A ces effets peuvent être associées des variances $\sigma^2_{A_T} = 2\,E(\alpha^2_{i_T})$, $\sigma^2_{D_T} = E(\beta^2_{ij_T})$ mais, dans ce qui suit, nous aurons surtout à considérer les covariances entre ces effets et ceux définis pour la valeur en combinaison variétale, soit respectivement pour les effets additifs, les effets de dominance, et les effets d'épistasie additive × additive :

$$2\,E({}_T\alpha_i\ {}_V\alpha_i) = \sigma_{A_T \cdot A_V}$$

$$(E_T\beta_{ij}\ {}_V\beta_{ij}) = \sigma_{D_T \cdot D_V}$$

$$4\,E({}_T(\alpha\alpha)_{ik}\ {}_V(\alpha\alpha)_{ik}) = \sigma_{AA_T \cdot AA_V}.$$

l'indice V pouvant être remplacé par HS ou HD selon le cas considéré.

2. — Prévision des valeurs variétales

La valeur variétale pour un hybride trois voies ou pour un hybride double peut être difficile à estimer directement, d'où l'intérêt de sa prévision à partir de moyennes plus facile à estimer.

Pour les diploïdes, en l'absence d'épistasie, les prédicteurs pour les hybrides trois voies et pour des hybrides doubles sont bien connus. Comme les valeurs de ces deux types d'hybrides sont prévues par la moyenne de la valeur des hybrides simples non parentaux, les valeurs variétales correspondantes seront directement fonction de l'aptitude générale à la combinaison qui est relativement facile à estimer. COCKERHAM (1967) a d'ailleurs étudié l'efficacité de quelques autres prédicteurs. EBERHART *et al.* (1964) ont montré que le biais dû à l'épistasie pouvait être assez faible, en comparaison des effets d'interaction génotype × milieu. En limitant l'épistasie au type additif × additif (GALLAIS, 1978*a*), il est cependant possible de développer de nouveaux prédicteurs à partir des F_1 et des F_2 d'un diallèle complet :

$$\begin{aligned} \text{Valeur d'un hybride 3 voies} &= \overline{HS}_{NP} + 1/2[F_{2HS_P} - 1/2(HS_P + \overline{P}_{HS})] \\ \text{Valeur d'un hybride double} &= \overline{HS}_{NP} + [F_{2HS_P} - 1/2(\overline{HS}_P + P_{HS})] \end{aligned} \qquad (1)$$

avec $\overline{HS}_P$ et $\overline{HS}_{NP}$, valeurs moyennes hybrides simples respectivement parentaux et non parentaux, $\overline{P}_{HS}$ = valeur moyenne des parents des hybrides simples parentaux, $\overline{F}_{2HS_P}$ = valeur moyenne des F_2 des hybrides simples parentaux.

Ces prédicteurs sont valables même pour des génotypes hétérozygotes.

A partir de telles formules, il est possible de déduire des prédicteurs de la valeur variétale d'un génotype I en prenant l'espérance de toutes les variétés comportant ce génotype.

Ainsi pour le parent lignée d'un hybride trois voies, on retrouve nécessairement que sa valeur variétale correspond à sa valeur en combinaison. Par contre pour l'un des deux parents de l'hybride simple, l'aptitude générale variétale correspond pour un parent I à :

$$E_{JK}(HTV_{(IJ)K}) = E_{JK}\left\{\frac{HS_{IK} + HS_{JK}}{2} + (1/2)\left[S_{IJ} - (1/2)\left(HS_{IJ} + \frac{P_I + P_J}{2}\right)\right]\right\}$$

E_{JK} représentant l'espérance lorsque seuls varient les indices J et K. Pour un parent I d'un hybride double l'aptitude générale variétale sera :

$$E_{JKL}(HD_{IJ.KL}) = E_{JKL}\left\{\frac{HS_{JK} + HS_{IL} + HS_{JK} + HS_{JL}}{4} + \left[\frac{S_{IJ} + S_{KL}}{2} - (1/2)\left(\frac{HS_{IJ} + HS_{KL}}{2} + \frac{P_I + P_J + P_K + P_L}{4}\right)\right]\right\} \quad (2)$$

Comme $E_{JK}(HTV)_{IJ.K} = E_{JKL}(HD_{IJ.KL})$, pour représenter ces deux aptitudes, il suffit alors de définir un seul paramètre soit, en valeur centrée AGV_{HD}.

D'où en fonction de g_I l'AGC du génotype I, de v_I sa propre valeur, et g'_I la valeur en combinaison F_2.

$$AGV_{HD} = 1/4\ g_I + 1/2\ g'_I - 1/8\ v_I \quad (3)$$

Il est possible de développer d'autres formules de prévision de la valeur des hybrides trois voies et des hybrides doubles à partir des estimations (ou prévisions) des aptitudes variétales. Ainsi, les expressions en fonction des paramètres génétiques, des aptitudes variétales (GALLAIS, 1978*b*) montrent qu'en réduisant l'épistasie au type additif × additif, l'Aptitude Variétale Spécifique (AVS) de 2 parents d'hybrides simples non parentaux est une fonction directe de leur Aptitude Spécifique à la Combinaison (ASC) (× 1/2 pour les hybrides 3 voies, × 1/4 pour les hybrides doubles). Il reste alors à estimer l'effet combiné des 2 parents d'un hybride simple parental; il correspond à l'AGC de cet hybride et peut donc être mesuré directement en top cross intrapopulation (TC). Ainsi pour un hybride simple (AB) :

$$TC_{(AB)} = \mu + g_{(A.)} + g_{(B.)} + s_{(AB)}. \quad (4)$$

$g_{(A.)}$. représente l'Aptitude Variétale Générale (AVG) d'un génotype A en tant que parent d'un hybride simple parental et $s_{(AB)}$. représente l'AVS de 2 génotypes parents de l'hybride simple parental. Il en résulte que l'on peut écrire :

$$HTV_{(AB)C} = \mu + g_{(A.)} + g_{(B.)} + s_{(AB)} + g_{C(..)} + 1/2(s_{AC} + s_{BC}) \quad (5)$$

g_C représentant l'AGC du génotype C, et s_{AC}, s_{BC} les ASC des génotypes A et C d'une part et B et C d'autre part. De même on peut écrire :

$$HD_{[(AB)(CD)]} = \mu + g_{(A.)..} + g_{(B.)..} + g_{(C.)..} + g_{(D.)..} + s_{(AB)..} + s_{(CD)..} + 1/4(s_{AC} + s_{AD} + s_{BC} + s_{BD}) \quad (6)$$

en remarquant que, au niveau de la population :

$$g_{(A.)..} = g_{(A.)} \text{ et } s_{(AB)..} = s_{(AB)}.$$

Il est évident que l'on peut écrire ces prédicteurs sous une autre forme plus immédiate pour le sélectionneur :

$$HTV = \overline{HS}_{NP} + [TC(HS_P) - \overline{TC}(P_{HS})] \quad (7)$$
$$HD = \overline{HS}_{NP} + 2[\overline{TC}(HS_P) - \overline{TC}(P_{HS})]$$

La notation utilisée est équivalente de la précédente, TC désignant l'opérateur top-cross.

EBERHART (1964) pour la même situation (épistasie limitée au type additif × additif) a proposé pour les hybrides doubles un prédicteur fonction de la valeur moyenne des 4 hybrides trois voies possibles ($\overline{TV}$) et de la valeur des hybrides simples non parentaux :

$$HS = 2\overline{TV} - \overline{HS}_{NP} \quad (8)$$

Pour les autopolyploïdes de degré υ, nous avons déjà développé quelques prédicteurs, en supposant l'absence d'épistasie, et en limitant les interactions entre allèles au 1er degré (GALLAIS, 1976, 1977*a*).

3. — Expression du progrès génétique en valeur variétale par sélection récurrente intrapopulation

Pour le sélectionneur, créateur de variétés, le progrès génétique réalisé par l'amélioration d'une population doit se mesurer au niveau de la valeur variétale de celle-ci (GALLAIS, 1978 *a*, *b*) :

$$\mu_{V_{n+1}} - \mu_{V_n} = (\mu_{V_{n,1}} - \mu_{V_n}) + i\theta \frac{k_V \text{cov } \mathcal{C}_P \mathcal{M}_{PV}}{\sqrt{\text{var } \mathcal{C}_P}} \qquad (9)$$

μ_{V_n} est la valeur variétale de la population, c'est-à-dire la moyenne de toutes les variétés du type V qui peuvent être tirées de la population à la génération n. $\mu_{V_{n,1}}$ est la valeur variétale à la génération $n + 1$, sans sélection à la génération n $(\mu_{V_{n,1}} - \mu_{V_n})$ représente donc l'effet sur la valeur variétale de la population des systèmes de reproduction utilisés pour passer d'une génération à l'autre. Cov $\mathcal{C}_P \mathcal{M}_{PV}$ est la covariance entre la valeur des individus selon le système de test $\mathcal{C}$ et l'aptitude générale variétale de leurs enfants après intercroisement selon $\mathcal{M}$. var $\mathcal{C}_P$ est la variance phénotypique des unités candidates à la sélection, selon le système de test $\mathcal{C}$; i est l'intensité de sélection en unités standard; θ indique le degré de contrôle de la sélection sur les 2 sexes ($\theta = 1$ ou 2) et k_V est l'équivalent du nombre de parents de la variété (de l'unité testée), c'est-à-dire l'inverse de la probabilité associée à la contribution du parent à la variété (ou de l'unité testée) ($k = 2$ pour un parent, hybride simple, mais aussi pour le parent lignée d'un hybride trois voies; $k = 4$ pour un parent, hybride double, mais aussi pour un parent de l'hybride simple d'un hybride trois voies).

3.1. — *Progrès dû à la sélection*

Considérons d'abord la part du progrès dû à la sélection pour différentes méthodes de sélection, et selon le type de variété. On peut écrire (GALLAIS, 1978 *a*) pour la covariance entre la valeur d'un génotype selon le système de test $\mathcal{C}$ et sa valeur variétale :

$$\text{cov } \mathcal{C}_P \mathcal{M}_{PV} = 2\ \psi(i/i)\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi(ik/ik)\ \sigma_{AA_T AA_V} \qquad (10)$$

où $\psi(i/i)$ est le classique coefficient de parenté, et $\psi(ik/ik)$ le coefficient de parenté pour 2 loci; $\psi(ik/ik) = [\psi(i/i)]^2$ en l'absence de linkage); $\sigma_{A_T A_V}$ exprime la covariance entre les effets géniques (additifs) associés au système de test $\mathcal{C}$ et les effets géniques de la valeur variétale; de même $\sigma_{AA_T AA_V}$ exprime la covariance entre les effets d'épistasie additive × additive associés au système de test $\mathcal{C}$ et les effets d'épistasie de la valeur variétale.

Le tableau 1 donne les expressions de la covariance entre la valeur d'un génotype selon $\mathcal{C}$ et la valeur variétale de sa descendance, après intercroisement pour différentes méthodes de sélection, en l'absence de consanguinité de la population.

TABLEAU I

Quelques paramètres du progrès génétique en valeur variétale d'une population pour différentes méthodes de sélection, au niveau hybride simple et hybride double. Pour les méthodes 1, 2, 3 la parenté en cause est du type parent-enfant et pour la méthode 4 parent-petit enfant. Lorsque les effets génétiques pour la valeur en test ou la valeur en combinaison variétale étaient uniquement fonction des effets classiques correspondants, ceux-là ont été remplacés par ceux-ci. Ainsi pour la sélection massale ${}_{T}\alpha_i = \alpha_i$, $(\alpha\alpha)_{ikT} = (\alpha\alpha)_{ik}$, pour la sélection sur l'AGC (méthode 2 et 4), ${}_{T}\alpha_i = 1/2\ \alpha_i$, ${}_{T}(\alpha\alpha)_{ik}$, pour les valeurs en combinaison variétale hybride simple ${}_{V}\alpha_i = 1/2\ \alpha_i$, ${}_{V}(\alpha\alpha)_{ik} = 1/4\ (\alpha\alpha)_{ik}$, et en combinaison hybride double ${}_{V}\alpha_i = 1/4\ \alpha_i$, ${}_{V}(\alpha\alpha)_{ik} = 1/16\ (\alpha\alpha)_{ik}$.

Méthode de sélection	$\psi(i/i)$	$k_V \mathrm{cov}\ \mathcal{C}_P\ \mathcal{M}_{PV}$	
		Hybride simple $k_V = 2$	Hybride double $k_V = 4$
1. Sélection massale	1/4	$(1/2)\sigma^2_A + (1/8)\sigma^2_{AA}$	$(1/2)\sigma^2_A + (1/16)\sigma^2_{AA}$
2. Sélection sur AGC	1/4	$(1/4)\sigma^2_A + (1/32)\sigma^2_{AA}$	$(1/4)\sigma^2_A + (1/64)\sigma^2_{AA}$
3. Sélection sur S_1.	1/4	$(1/2)\sigma^2_{AIA} + (1/8)\sigma^2_{AA}$*	$(1/2)\sigma_{AIA} + (1/16)\sigma^2_{AA}$*
4. Sélection familiale demi-frères.	1/8	$(1/8)\sigma^2_A + (1/128)\sigma^2_{AA}$	$(1/8)\sigma^2_A + (1/256)\sigma^2_{AA}$

(*) Avec épistasie limitée au type additif × additif; σ_{AIA} représente la covariance entre les effets géniques additifs, définis au niveau S_1 et les classiques effets additifs : $\alpha_{iI} = \alpha_i + (1/4)\beta_{ii}$, d'où $\sigma_{AIA} = \sigma^2_A + (1/4)\sigma_{AD}$.

A partir des expressions du tableau 1 il est facile de déduire les expressions du progrès génétique en valeur variétale de la population. Il est clair qu'en l'absence d'épistasie, il n'y a aucune différence entre l'amélioration pour la valeur en hybride simple ou la valeur en hybride double. De plus, dans ce cas, le progrès réalisé correspond strictement à celui réalisé au niveau de la population (GALLAIS, 1977*b*). En présence d'épistasie, ces 3 progrès génétiques seront différents, avec une diminution de moitié de la contribution de la variance d'épistasie σ^2_{AA} en passant du progrès au niveau de la population, à celui pour l'ensemble des hybrides simples dérivés de cette dernière et encore de moitié en passant des hybrides simples aux hybrides doubles. Ainsi l'épistasie est moins utilisée par la sélection d'hybrides doubles que par la sélection d'hybrides simples et certaines méthodes ne l'utilisent que très peu (par rapport à l'additivité) : sélection sur AGC, et surtout sélection familiale demi-frères.

Le progrès en valeur variétale de la population pour des hybrides trois voies, s'obtiendra pour une méthode donnée par la moyenne des deux progrès précédents : $\Delta G_{TV} = 1/2\ (\Delta G_{HS} + \Delta G_{HD})$.

Ainsi en sélection massale, le progrès dû à la sélection sera :

$$\Delta G_{TV} = i\theta\ \frac{1/2\ \sigma^2_A + 3/16\ \sigma^2_{AA}}{\sqrt{\mathrm{var}\ P}}$$

var P représentant la variance phénotypique.

TABLEAU 2

Covariance entre la valeur des individus testés selon $\mathcal{C}$ *et la valeur variétale de leur descendance, par sélection sur la valeur variétale.* Dans le premier cas la parenté associée est de type parent-enfant, dans le deuxième cas elle est relative à des individus demi-frères.

Méthode de sélection sur la valeur variétale	Hybride simple		Hybride double	
	ψ (i/i)	2 cov $\mathcal{C}_P \mathcal{M}_{PV}$	ψ (i/i)	4 cov $\mathcal{C}_P \mathcal{M}_{PV}$
5. Des individus sélectionnés	1/4	$(1/4)\sigma^2_A + (1/32)\sigma^2_{AA}$	1/4	$(1/8)\sigma^2_A + (1/256)\sigma^2_{AA}$
6. De leur descendance	1/8	$(1/8)\sigma^2_A + (1/128)\sigma^2_{AA}$	1/8	$(1/16)\sigma^2_A + (1/1024)\sigma^2_{AA}$

La sélection peut porter directement sur la valeur variétale. Il peut s'agir de la valeur variétale des individus candidats à la sélection, ou de la valeur variétale de leur descendance. Pour ces deux situations, les expressions de la covariance entre la valeur des unités selon le critère de test $\mathcal{C}$ et la valeur de leur descendance sont données au tableau 2.

La sélection sur la valeur variétale en hybride simple des individus candidats à la sélection revient évidemment à la sélection sur AGC puisque l'AGC est en fait la valeur variétale en hybride simple d'un génotype. De même la sélection sur la valeur variétale hybride simple des descendants des individus candidats à la sélection (sélection sur la valeur variétale additive) revient à la sélection familiale demi-frères pour la valeur variétale. Les mêmes méthodes appliquées pour la sélection hybride double montrent que la contribution de la variance additive est divisée par 2, et celle de la variance d'épistasie additive × additive est divisée par 8.

Ces schémas ne présentent qu'un intérêt théorique du fait de la difficulté expérimentale d'estimer directement les valeurs variétales. Pour qu'ils se justifient, dans les cas où les estimations seraient possibles, directement ou indirectement à partir de prédicteurs, il faudrait que la variance d'épistasie soit beaucoup plus importante que la variance additive. Plus généralement, il faudrait que le progrès attendu par sélection directe sur la valeur variétale soit supérieur à celui de toute autre sélection indirecte. Cela peut se traduire sous forme de relation entre certains paramètres (GALLAIS, 1978*a*). Si ρ_T représente la corrélation génétique entre la valeur des unités selon un critère de test $\mathcal{C}$ et la valeur variétale des individus et la valeur variétale de leurs enfants, pour que la sélection des plantes mères sur leur valeur variétale soit plus efficace que toute autre méthode, il faudrait que :

$$\rho_V > \rho_T \frac{h_T}{h_V} \qquad (11)$$

h^2_T et h^2_V représentent les héritabilités au sens large respectivement des valeurs selon le critère de test $\mathcal{C}$ et des valeurs variétales des individus.

Avec une sélection sur valeur variétale de la descendance $\rho_V = 1$ et donc pour que cette méthode soit la plus efficace, il faudrait que :

$$h_V > \rho_T h_T$$

L'expression (11) peut d'ailleurs être utile au sélectionneur pour choisir entre 2 méthodes de sélection quelconques.

3.2. — *Effet de l'arrêt de la sélection et progrès sur plusieurs cycles de sélection*

En partant d'une population, l'ensemble des hybrides simples correspond en fait à une génération de panmixie supplémentaire, et de même l'ensemble des hybrides doubles correspond à 2 générations de panmixie supplémentaires. Les résultats précédents montrent donc que la contribution de la variance d'épistasie au progrès génétique au niveau de la population diminue de moitié à chaque génération de panmixie. D'une façon très simple, nous retrouvons ainsi les résultats de GRIFFING (1962). Les développements permettant d'arriver à ce résultat d'une façon très générale, quel que soit le type de variété, sont donnés en annexe.

Ainsi, quelle que soit la méthode de sélection, en partant d'une population en équilibre de linkage :

$$\mu_{V_n} = \mu_{V_0} + i\theta k_V \left\{ 2n\psi\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi^2\ \sigma_{AA_T AA_V} \sum_{r=0}^{r=n-1} (1/2)^r \right\} / \sigma_P \qquad (12)$$

$$\text{et } \mu_{V_{n,m}} = \mu_{V_0} + i\theta k_V \left\{ 2n\psi\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi^2 (1/2)^m\ \sigma_{AA_T AA_V} \sum_{r=0}^{r=n-1} (1/2)^r \right\} / \sigma_P \qquad (13)$$

μ_{V_n} représentant la valeur variétale de la population à la génération n de sélection, $\mu_{V_{n,m}}$ la valeur variétale de cette population résultant de n générations de sélection suivies de m générations de multiplication en panmixie sans sélection, ψ étant le coefficient de parenté associé à la méthode et σ_P^2 la variance phénotypique selon le critère de test.

En remarquant que $\sum_{r=0}^{r=n-1} (1/2)^r = 2\ [1 - (1/2)]^n$, il en résulte :

$$\mu_{V_{n,m}} - \mu_{V_n} = -2i\theta k_V\ [1 - (1/2)^n]\ [1 - (1/2)^m]\ 4\ \psi^2\ \sigma_{AA_T AA_V} / \sigma_P \qquad (14)$$

différence qui sera nulle en l'absence d'épistasie. Donc chez les diploïdes, l'effet sur la moyenne des systèmes de reproduction utilisés pour créer la variété, sera nul en l'absence d'épistasie ($\mu_{V_{n,1}} - \mu_{V_n} = 0$). Une démonstration équivalente peut être réalisée pour les autopolyploïdes pour montrer que cette différence ne sera nulle qu'en l'absence d'épistasie mais aussi de dominance (GALLAIS, 1975*b*).

4. — Progrès au niveau de la création directe de variétés

L'expression du progrès de la valeur des variétés qui peuvent être dérivées directement d'une population est tout à fait analogue à celle du progrès en valeur variétale de la population (GALLAIS, 1977*b*, 1968 *a*, *b*).

$$\Delta G = V_n^* - V_n = i \frac{\text{cov}\ \mathcal{C}_V\, \mathcal{M}_V}{\sqrt{\text{var}\ \mathcal{C}_V}}$$

V_n^* représente la valeur des variétés obtenues par sélection à la génération n, V_n est la valeur variétale de la population, $\mathcal{C}_V$ représente le critère de test utilisé et $\mathcal{M}_V$ la valeur variétale des unités G. G peut être un génotype ou un groupe de génotypes (à la limite le groupe des parents de la variété). Pour tenir compte de cette possibilité $\mathcal{C}_V$ sera en fait la valeur prévue de la variété selon le critère de test $\mathcal{C}$ et $\mathcal{M}_V$ la valeur théorique. Nous supposerons de plus que $\mathcal{M}_V$ l'opérateur création de variétés sera sans consanguinité.

TABLEAU 3

Progrès au niveau des variétés, par création directe à partir de la population (sans consanguinité), pour différentes méthodes de sélection individuelle

Méthode de sélection	$k_V \mathrm{cov}_V\ \mathcal{G}_V \mathcal{M}_V$	
	Hybride simple	Hybride double
1. Sélection phénotypique (*)	$\sigma^2_A + (1/2)\sigma^2_{AA}$	$\sigma^2_A + (1/4)\sigma^2_{AA}$
2. Sélection sur AGC	$(1/2)\sigma^2_A + (1/8)\sigma^2_{AA}$	$(1/2)\sigma^2_{AA} + (1/16)\sigma^2_{AA}$
3. Sélection sur S_1 (*)	$\sigma^2_{AIA} + (1/2)\sigma^2_{AA}$	$\sigma^2_{AIA} + (1/4)\sigma^2_{AA}$

(*) En limitant l'épistasie au type additif × additif.

4.1. — *Sélection individuelle*

Dans le cas de sélection individuelle on peut écrire :

$\mathcal{G}_V = \sum_{i=1}^{i=k_V} \mathcal{G}_V(G_i)/k_V$ avec $k_V = 2$ pour les hybrides simples et 4 pour les hybrides doubles. D'où :

$$\mathrm{cov}\ \mathcal{G}_V\mathcal{M}_V = \mathrm{cov}\left[\sum_{i=1}^{i=k_V} \mathcal{G}_V(G_i) \sum_{i=1}^{i=k_V} \mathcal{M}_V(G_i)\right]/k_V$$
$$= \mathrm{cov}\ \mathcal{G}_V(G_i)\ \mathcal{M}_V(G_i)$$

Cette covariance peut encore s'écrire sous une forme analogue à l'expression (10), car en sélection individuelle, les effets de dominance d'un individu diploïde ne peuvent pas contribuer à la valeur de l'hybride dont il sera parent. Donc dans ce cas :

$$\mathrm{cov}\ \mathcal{G}_V(G_i)\ \mathcal{M}_V(G_i) = 2\ \psi(i/i)\sigma_{A_T.A_V} + 4\ \psi(ik/ik)\sigma_{AA_T.AA_V} \qquad (16)$$

Mais, les parentés en cause sont celles d'un individu avec lui-même ($\psi(i/i) = 1/2$). Le tableau 3 donne les expressions de $\mathrm{cov}\ \mathcal{G}_V\mathcal{M}_V$ pour quelques cas de sélection individuelle. Comme d'autre part $\mathrm{var}\ \mathcal{G}_V = (1/k_V)\ \mathrm{var}\ \mathcal{G}_V(G_i)$, en l'absence d'épistasie le progrès génétique au niveau de la création variétale par sélection individuelle, sera donc égal à celui obtenu pour l'amélioration de la valeur variétale de la population, avec contrôle de la sélection sur les 2 sexes et même intensité de sélection. Toutefois, pour la création de variétés, l'intensité de sélection pourra être beaucoup plus élevée que pour la sélection récurrente.

4.2. — *Sélection sur la base de la valeur de groupes prédicteurs*

La sélection individuelle correspond à l'utilisation d'un prédicteur très peu élaboré, puisque les apports génétiques de chacun des individus sont étudiés

de façon indépendante. Il est possible d'avoir recours à des combinaisons d'individus pour utiliser les effets de dominance et les effets d'épistasie additive dominance et dominance × dominance.

Pour la sélection d'hybrides simples, les combinaisons ne peuvent être que de 2 individus; s'il s'agit de combinaisons hybrides simples, la sélection aura lieu entre variétés, mais il peut s'agir aussi de F_2, ou de synthétiques à 2 constituants. Par contre pour la sélection des hybrides doubles, il est possible d'envisager des combinaisons à 2, 3 et 4 parents. Dans le cas de combinaisons à 2 et 3 parents les prédicteurs ($\mathcal{T}_V$) de la valeur $\mathcal{M}_V$, sont tels que chaque parent contribue de façon égale à la prédiction, mais il peut ne pas en être de même des combinaisons de 2 et 3 parents. Le groupement réalisé pour une prédiction sera appelé le *groupe prédicteur*. La covariance cov $\mathcal{T}_V\mathcal{M}_V$ représente dans ces situations la covariance entre les 2 valeurs d'un même groupe d'individus, l'une selon le système de test et l'autre la valeur de la variété développée avec ces individus. On pourrait aussi dire qu'il s'agit de la covariance entre 2 groupes de même taille (k_V), l'un le groupe prédicteur ($\mathcal{T}_V$), l'autre le groupe variétal ($\mathcal{M}_V$). La valeur selon $\mathcal{T}$ se décompose en fonction des effets génétiques d'une façon analogue à celle de la valeur de la variété. Il est alors possible d'écrire en l'absence d'épistasie par application des principes généraux de calcul des covariances entre apparentés (GALLAIS, 1970, 1976) :

$$\text{cov } \mathcal{T}_V \mathcal{M}_V = 2\ \psi(i/i)k_V^2\ \sigma_{A'_T A_V} + 16\ \psi(i_1j_2/i_1j_2)K_T K_V\ \sigma_{D'_T D_V} \qquad (17)$$

— A'_T et D'_T correspondent aux effets d'additivité et de dominance définis au niveau du groupe de k_V parents ($k_V = 2$ ou 4) dont la valeur est mesurée selon le prédicteur $\mathcal{T}_V$. C'est l'équivalent des effets A_V et D_V. Ils peuvent se relier aux effets définis précédemment au niveau du groupe élémentaire de taille k_T :

$$A'_T = \psi_{A_T} A_T \quad \text{et} \quad D'_T = \psi_{D_T} D_T$$

$\psi_{A_T} = K_T/K_V$ représente la probabilité de tirer dans le groupe prédicteur un gène venant du même groupe élémentaire. De même ψ_{D_T} est la probabilité de tirer dans le groupe prédicteur des associations géniques de 2 parents venant d'un même groupe élémentaire. — K_T et K_V représentent le nombre de combinaisons d'apports géniques de 2 parents différents qui contribuent aux valeurs, respectivement de $\mathcal{T}_V$ et de $\mathcal{M}_V$. — $\psi(i_1j_2/i_1j_2)$ est le coefficient de parenté défini au niveau du groupe pour deux allèles issus de parents différents, sachant que l'on ne considère que les tirages issus de parents différents.

A titre d'exemple, considérons la sélection d'hybrides doubles à partir de la moyenne des 6 hybrides simples possibles avec les 4 parents i_1j_1, i_2j_2, i_3j_3, i_4j_4 (parents réduits à un locus, ce qui est justifié en l'absence d'épistasie; il suffira ensuite de faire la sommation sur l'ensemble des loci). Dans ce cas, la valeur de $\mathcal{T}_V$ s'écrit :

$$\mathcal{T}_V = \mu_{HS} + 1/2({}_{HS}\alpha_{i_1} + {}_{HS}\alpha_{j_1} + {}_{HS}\alpha_{i_2} + {}_{HS}\alpha_{j_2} + {}_{HS}\alpha_{i_3} + {}_{HS}\alpha_{j_3} + {}_{HS}\alpha_{i4} + {}_{HS}\alpha_{j4}) + (1/6)\ ({}_{HS}\beta_{i_1i_2} + {}_{HS}\beta_{i_1j_2} + {}_{HS}\beta_{j_1i_2} + {}_{HS}\beta_{j_1j_2} + \ldots)$$

d'où $\quad {}_{HS}\alpha'_{i1} = (1/2)_{HS}\alpha_{i_1} = (1/4)\alpha_{i_1},\ \ {}_{HS}\beta'_{i_1j_2} = (1/6)_{HS}\beta_{i_1j_2} = (1/24)\beta_{i_1j_2}.$

Avec : $\mathcal{M}_V(i_1j_1.i_2j_2)\ (i_3j_3.i_4j_4) = \mu_{HD} + ({}_{HD}\alpha_{i_1} + {}_{HD}\alpha_{j_1} + {}_{HD}\alpha_{i_2} + {}_{HD}\alpha j_2 + {}_{HD}\alpha_{i_3} + {}_{HD}\alpha_{j_3} + {}_{HD}\alpha_{i4} + {}_{HD}\alpha_{j4}) + ({}_{HD}\beta_{i_1i_3} + {}_{HD}\beta_{i_1j_3} + {}_{HD}\beta_{j_1i_3} + {}_{HD}\beta_{j_1j_3} + \ldots)$

il en résulte : $\quad \text{cov } \mathcal{T}_V \mathcal{M}_V = 4\ \sigma_{A'_{HS}A_{HD}} + 16\ \sigma_{D'_{HS}D_{HD}} \qquad (18)$

L'expression (17) se simplifie, compte tenu des expressions des coefficients de parenté $\psi(i/i)$ et $\psi(i_1j_2/i_1j_2)$. En effet on a toujours $\psi(i/i) = 1/(2k_V)$ et $\psi(i_1j_2/i_1j_2) = K_{TV}/(16\ K_TK_V)$
K_{TV} représentant le nombre d'associations de 2 allèles issus de parents différents qui contribuent à la fois aux valeurs de $\mathcal{C}$ et de $\mathcal{M}$.
d'ou $\text{cov}\ \mathcal{C}_V\mathcal{M}_V = k_V\sigma_{A'_TA_V} + K_{TV}\sigma_{D'_TD_V}$ (19)

et compte tenu des expressions de A'_T et D'_T :

$$\text{cov}\ \mathcal{C}_V\mathcal{M}_V = k_V\psi_{A_T}\sigma_{A_TA_V} + K_{TV}\psi_{D_T}\sigma_{D_TD_V}$$

ou (20)

$$\text{cov}\ \mathcal{C}_V\mathcal{M}_V = k_T\sigma_{A_TA_V} + K_{TV}\psi_{D_T}\sigma_{D_TD_V}$$

Le tableau 4 donne les résultats relatifs à quelques méthodes de sélection utilisant des groupes prédicteurs. Nous n'avons envisagé que les prédicteurs homogènes, c'est-à-dire ne faisant intervenir qu'un type de groupe. La même approche pourrait être réalisée avec des prédicteurs qui seraient des combinaisons de groupes, du type de ceux relatifs aux équations (1), (7) et (8). On y retrouve certains résultats déjà connus (COCKERHAM, 1961).

4.3. — *Discussion*

La comparaison des résultats des tableaux 1 et 2, à ceux du tableau 3 montre que les effets d'épistasie sont mieux utilisés pour la création de variétés que pour la sélection récurrente. Ce résultat établi pour la sélection individuelle est aussi valable pour la sélection avec des groupes prédicteurs. Ce dernier type de sélection permet de plus d'utiliser les effets de dominance et d'épistasie additive dominance ou dominance × dominance. L'examen des composantes de la covariance cov $\mathcal{C}_V\mathcal{M}_V$, selon les méthodes de choix, montre que la sélection entre variétés conduira en général à la plus grande covariance. Cela ne signifie pas toutefois que la sélection entre variétés sera toujours la plus efficace, surtout à moyens expérimentaux égaux. Il faut aussi considérer la variance phénotypique des valeurs selon le critère de prédiction. Ainsi un prédicteur sera supérieur à la sélection entre variétés si :

$$\rho > \frac{h_V}{h_T}$$

ρ représentant la corrélation génétique entre les valeurs prévues des variétés selon le prédicteur $\mathcal{C}_V$ et leur valeur réelle, h^2_T l'héritabilité relative au critère de test $\mathcal{C}_V$ (variance génétique /variance phénotypique des valeurs prévues) et h^2_V l'héritabilité entre relative aux valeurs des variétés.

Une telle approche serait possible à réaliser *a priori* par calcul numérique, à partir des expressions théoriques du progrès génétique, en se donnant en valeurs relatives les composantes de la variance génétique et phénotypique. COCKERHAM (1967) a résolu ce problème, en l'absence d'épistasie, à partir de l'information apportée par un diallèle entre les parents pour quelques prédicteurs de la valeur des hybrides doubles : moyenne des aptitudes générales à la combinaison des 4 parents, moyenne des hybrides simples non parentaux, moyenne des 6 hybrides simples possibles. En l'absence d'épistasie, mais avec dominance, le meilleur prédicteur devrait être le deuxième. Avec une assez forte variance de dominance cela reste vrai, mais la prise en considération de l'erreur expérimentale fait que selon les rapports de cette erreur à la variance additive et le rapport de la variance additive à la variance dominance, chaque prédicteur a son domaine d'efficacité.

TABLEAU 4

Progrès au niveau des variétés par création directe à partir de la population, sans consanguinité, pour des méthodes de sélection utilisant différents groupes prédicteurs.

Abréviations : n-Syn = variétés synthétiques à n parents; HS_{NP} = hybrides simples non parentaux d'un hybride double; HS_P = hybrides simples parentaux d'un hybride double.

Méthode	k_T	K_{TV}	$\psi(i_1j_2/i_1j_2)$	ψ_{DT}	cov $\mathcal{G}_V \mathcal{M}_V$	
Sélection hybrides simples (HS) $k_V = 2$:						
• Sélection entre variétés	2	4	1/4	1	$2\ \sigma^2_{A_{HS}} + 4\ \sigma^2_{D_{HS}}$	$(1/2)\sigma^2_A + (1/4)\sigma^2_D$
• Sélection sur 2-Syn	2	4	1/4	1	$2\ \sigma_{AS_2 \cdot A_{HS}} + 4\ \sigma_{DS_2 \cdot D_{HS}}$	$\sigma_{AS_2 \cdot A} + \sigma_{DS_2 \cdot D}$
Sélection hybrides doubles (HD) $k_V = 4$:						
• Sélection entre variétés	4	16	1/16	1	$4\ \sigma^2_{A_{HD}} + 16\ \sigma^2_{D_{HD}}$	$(1/4)\sigma^2_A + (1/16)\sigma^2_D$
• Sélection sur 4-Syn	4	16	1/16	1	$4\ \sigma_{AS_4 \cdot A_{HD}} + 16\ \sigma_{DS_4 \cdot D_{HD}}$	$\sigma_{AS_4 \cdot A} + \sigma_{DS_4 \cdot D}$
• Moyenne des 4 3-Syn	3	16	1/24	1/2	$3\ \sigma_{AS_3 \cdot A_{HD}} + 8\ \sigma_{DS_3 \cdot D_{HD}}$	$(3/4)\ \sigma_{AS_3 \cdot A} + (1/2)\ \sigma_{DS_3 \cdot D}$
• Moyenne des 6 HS	2	16	1/24	1/6	$2\ \sigma_{A_{HS} \cdot A_{HD}} + (8/3)\ \sigma_{D_{HS} \cdot D_{HD}}$	$(1/4)\ \sigma^2_A + (1/24)\ \sigma^2_D$
• Moyenne des 4 HS_{NP}	2	16	1/16	1/4	$2\ \sigma_{A_{HS} \cdot A_{HD}} + 4\ \sigma_{D_{HS} \cdot D_{HD}}$	$(1/4)\ \sigma^2_A + (1/16)\ \sigma^2_D$
• Moyenne des 2 HS_P	2	0	0	1/2	$2\ \sigma_{A_{HS} \cdot A_{HD}}$	$(1/4)\ \sigma^2_A$

Conclusions

L'application du concept de valeur variétale à la théorie de la sélection d'hybrides (hybrides simples, troies voies doubles) permet une nouvelle formulation d'un problème qui avait déjà été plus ou moins résolu par les concepts classiques de la Génétique quantitative. C'est essentiellement à titre d'exemple que nous avons développé cette application. Il en résulte quelques nouvelles formules de prévision de la valeur des hybrides trois voies et des hybrides doubles, d'où il est possible de déduire les aptitudes variétales. Les expressions du progrès génétique au niveau de la population ou au niveau des variétés pourront permettre une étude *a priori* de l'efficacité des différentes méthodes de sélection : il suffira de faire varier la valeur des paramètres dans des intervalles susceptibles de correspondre à des situations réelles. Il faut d'ailleurs remarquer que lorsque l'on exprime le progrès génétique en valeur variétale de la population en termes d'effets définis au niveau des tests et au niveau des variétés, les expressions obtenues sont analogues aux expressions classiques de la sélection récurrente, et donc les conclusions déjà obtenues à ce niveau restent valables. Cependant, il faut noter qu'en présence d'épistasie, celles-ci sousestiment le progrès génétique possible au niveau de la valeur variétale si l'on prend comme valeur moyenne des hybrides simples la valeur de la population obtenue par un seul cycle d'intercroisement et non celle résultant d'un 2e cycle d'intercroisement. L'épistasie est d'ailleurs moins utilisée au niveau hybride double qu'au niveau hybride simple.

Nous n'avons développé la théorie de la sélection qu'au niveau des plantes non consanguines. Cependant la moyenne de la valeur variétale des lignées que peut donner un génotype hétérozygote peut être prévue par sa propre valeur variétale. Il apparaît même possible de prévoir les génotypes qui seront susceptibles de donner les meilleurs lignées. Nous avons résolu le problème pour l'aptitude générale variétale hybride simple, et en l'absence d'épistasie (GALLAIS, 1979) ; dans ce cas la variance d'AGC des lignées qui pourront être dérivées d'un génotype sera prévue par 2 fois la variance d'AGC des plantes résultant de l'autofécondation de ce génotype. Cette possibilité de prévision de l'aptitude générale variétale au niveau hétérozygote justifie l'efficacité de la sélection récurrente pour la valeur variétale. D'une façon plus générale les formules de prévision de la valeur des variétés développées au niveau hétérozygote pour k parents (3 pour les 3 voies, 4 pour les hybrides doubles) permettent aussi de prévoir la valeur moyenne des variétés hybrides qui pourront être développées au niveau homozygote, avec une lignée dérivant de chaque parent hétérozygote étudié dans la combinaison variétale hétérozygote. Une *sélection généalogique pour les valeurs variétales* (générale et spécifique) peut donc être envisagée, ce qui est une extension de la sélection généalogique réciproque proposée par HALLAUER (1967).

Au niveau de l'amélioration de la valeur variétale d'une population, seule contribue l'aptitude générale variétale (et encore seulement sa composante additive). Pour utiliser les aptitudes variétales spécifiques, il faudrait alors avoir recours à la sélection simultanée de plusieurs populations (GALLAIS, 1978*b*). Pour les hybrides simples, cela conduit à la sélection récurrente réciproque. Mais pour les hybrides trois voies et les hybrides doubles, il est aussi possible de concevoir des schémas analogues à 3 ou 4 populations. Toutefois, pour que de telles méthodes se justifient, il faut que l'avantage des hybrides trois ou quatre voies ne soit pas « fixable » au niveau d'hybride simple.

Reçu pour publication en octobre 1978.

Summary

Application of the concept of varietal ability to the breeding theory of hybrid varieties

Genetic effects are defined for the considered varietal values (single cross, three way cross, double cross, from inbred or non inbred genotypes). At the population level the varietal value of a given genotype corresponds to its expected value in varietal combination. In diploids only additive effects and additive × additive epistasis contribute to this kind of genotypic value. Genetic effects can also be defined for the criterion of test. This allows a general expression of the genetic advance for varietal value of a population in recurrent selection whatever the criterion of test (testing system), level of ploidy and genetic effects. It is a function of the covariance between the value of a genotype according to the system of test and the varietal value of the progeny from random mating of this genotype. This is a covariance between relatives, according to a kinship defined by the breeding method. For the considered varieties, if there is no inbreeding at the level of individuals which are measured for the test, such a covariance is a direct function of classical components of the variance in a random mating population. Test with inbred progenies can also be considered, the expression of the covariance is always similar, with genetic effects (additive) defined for this particular testing system.

It appears that the use of additive × additive epistasis will decrease with the increase of the genetic base of the hybrid (from single to double cross for example). The genetic advance in varietal value of a population for three way crosses will be the average of the advance in varietal value for single crosses and of that one for double crosses. Criterion of test can be on varietal value of genotypes candidates to selection or on varietal value of their offspring by random mating (G.C.A. for varietal value). In these two schemes, and in particular in the second, the use of epistasis will be very poor, mainly for double crosses. The condition of efficiency of these two methods in comparison to classical indirect methods of recurrent selection for varietal value (phenotypic, G.C.A., S_1, family... selection) is discussed.

The general approach of the genetic advance allows also the consideration of the effect of relaxation of the selection; this generalizes and gives a very simple approach (based on covariances between relatives) of the GRIFFING'S results.

Genetic advance at the level of direct creation of varieties from a population is considered in the situations of individual selection and of group selection, i.e., selection with predictors. The general expression of the genetic advance for variety development is very similar to that for population improvement. The covariance to be considered is between predicted and true values of the varieties : this is a covariance of a group with itself. A general expression of such a covariance is given for diploids. It allows the treatment of individual selection as a particular case of group selection. With individual selection dominance does not contribute to the genetic advance.

New prediction formulae of three way and double crosses are given, restricting epistasis to the additive × additive type (with the information from F_1 and F_2 diallel among the parents and the genotypic value of the parents, or with F_1 diallel among the parents, and top cross of the single cross with the population). From such predictors and some others developed by EBERHART, it is possible to deduce predictors of general and specific varietal abilities, which can be very useful for recurrent selection or varietal development. It appears also possible to predict from the varietal values of one or several genotypes at the heterozygous level the expected varietal values of homozygous lines derived from these genotypes. This allows pedigree selection for varietal abilities of several genotypes.

Response in recurrent selection for varietal ability is only due to G.C.A. for general varietal ability. To use specific varietal abilities, it will be necessary to conceive recurrent selection with several populations (k if k is the number of parents of the variety) bred simultaneously for their varietal ability, one population being evaluated in varietal combination with the $(k - 1)$ others. To justify such three or four ways procedures for hybrids, in comparison to classical reciprocal recurrent selection, three way or four way crosses must have advantage « unfixable » at the single cross level.

Références bibliographiques

COCKERHAM C. C., 1961. Implications of genetic variances in a hybrid breeding program. *Crop Sci.*, **1**, 47-52.

COCKERHAM C. C., 1967. Prediction of double crosses from single crosses. *Der Züchter. Genet. Breed. Res.*, **37**, 160-169.

EBERHART S. A., 1964. Theoretical relations among single, three way, and double cross hybrids. *Biometrics*, **20**, 522-539.

EBERHART S. A., RUSSELL W. A., PENNY L. H., 1964. Double cross hybrid prediction in maize when epistasis is present. *Crop Sci.*, **4**, 363-366.

GALLAIS A., 1970. Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. I. Expression générale. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 281-310.

GALLAIS A., 1974. Prediction of vigour and choice of parent for a synthetic variety. Application to cocksfoot. *7th Congress of Eucarpia*, Budapest, 25-29 juin 1974, in *Heterosis in Plant Breeding*, Ed. Acad. des Sci. Hongrie, 1976, 319-321.

GALLAIS A., 1975*a*. Prévision de la vigueur et sélection des parents d'une variété synthétique. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 233-264.

GALLAIS A., 1975*b*. Selection with truncation in autotetraploids. Comparison with diploids. *Theoret. appl. Genet.*, **46**, 387-394.

GALLAIS A., 1976*a*. The use of heterosis in autotetraploid cross fertilized plants with some applications to lucerne and cocksfoot. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 639-646.

GALLAIS A., 1976*b*. A general approach to dependence relationship among genes with some applications. *Proc. Inter. Conf. on Quant. Genetics*, Ames, POLLAK E. (Ed.), Iowa State Univer. Press, Ames, 829-836.

GALLAIS A., 1977*a*. *Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde*. Thèse Doctorat d'État, Fac. Sci., Orsay, 341 p.

GALLAIS A., 1977*b*. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. — Synthèse sur les problèmes généraux et sur les bases théoriques pour la sélection récurrente intra-population. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 281-329.

GALLAIS A., 1978*a*. The concept of varietal ability in plant breeding. *Euphytica* (sous presse).

GALLAIS A., 1978*b*. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. II. Le concept de valeur variétale et ses conséquences pour la sélection récurrente. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 269-287.

GALLAIS A., 1979. Le concept de valeur en lignées d'un génotype et son utilisation possible en sélection. *Ann. Amélior. Plantes*, **29** (1).

GRIFFING B., 1962. Prediction formulae for general combining ability selection methods utilizing one or two random mating populations. *Aust. J. biol. Sci.*, **15**, 650-665.

HALLAUER A. R., 1967. Development of single cross hybrids from two eared maize populations. *Crop Sci.*, **7**, 192-195.

WRIGHT A. J., 1973. The selection of parents for synthetic varieties of outbreeding diploid crops. *Theor. appli. Genet.*, **43**, 79-82.

WRIGHT A. J., 1974. A genetic theory of general varietal ability for diploid crops. *Theor. appl. Genet.*, **45**, 163-169.

Annexe

Expression du progrès génétique après n *cycles de sélection récurrente. Effet de l'arrêt de la sélection. Démonstration de l'expression 13.*

La formule générale du progrès génétique établie pour un cycle de sélection, avec une seule génération d'intercroisement, reste valable quel que soit le nombre m de générations d'intercroisement, à condition de multiplier par 2^{m-1} la covariance

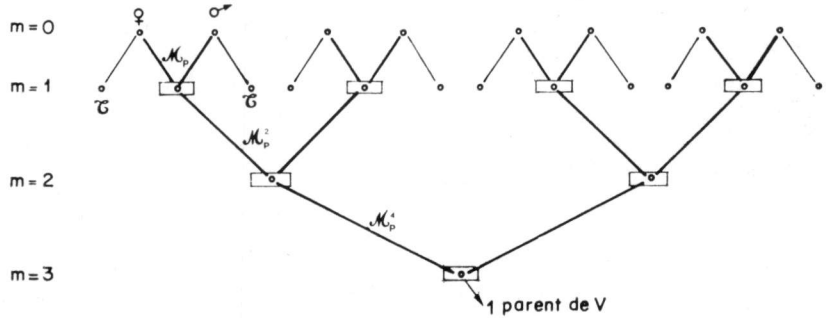

FIG. 1. — *Illustration de l'effet de* m *cycles d'intercroisement après sélection, dans le cas de sélection individuelle. Si la sélection porte sur les 2 sexes une variété à* k_V *parents* ($k_V = 2$ *pour les hybrides simples,* $k_V = 4$ *pour les hybrides doubles*) *pourra être reliée à* $k_V\, 2^m$ *résultats de test* ♂, *soit en général* $\theta k_V\, 2^{m-1}$ *avec* $\theta = 1$ *ou* 2. $\mathcal{M}_P^{2m}$ *représente l'opérateur intercroisement.*

entre la valeur des unités selon le critère de test et la valeur variétale de leur descendance (par m cycles d'intercroisement). Cela résulte du fait que cette valeur variétale peut alors être reliée à $\theta 2^{m-1}$ résultats de test (fig. 1). On a alors, selon la notation utilisée dans le texte :

$$\mu_{V_{n,\,m}} = \mu_{V_{n-1,\,m+1}} + i\theta k_V\, 2^{m-1}(2\ \psi_m\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi_m^2\ \sigma_{A A_T A A_V})\,/\sigma_P$$

ψ_m représentant le coefficient de parenté associé à la méthode, c'est-à-dire la probabilité d'avoir 2 gènes identiques par tirage de l'un au niveau des individus testés (qui ne sont pas nécessairement des individus candidats à la sélection) et de l'autre au niveau de la descendance des individus candidats à la sélection.

Mais comme $\psi_m = \psi\,(1/2)^{m-1}$, on a alors :

$$\mu_{V_{n,\,m}} = \mu_{V_{n-1,\,m+1}} + i\theta k_V\,[2\ \psi\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi^2 (1/2)^{m-1}\ \sigma_{A A_T A A_V}]\,/\sigma_P$$

La contribution de l'épistasie au progrès génétique disparaît donc avec le nombre de générations d'intercroisement. Il est possible de résoudre cette récurrence en n et m.

$$\mu_{V_{1,0}} = \mu_{V_{0,1}} + i\theta k_V(2\ \psi\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi^2\ \sigma_{A A_T A A_V})\,/\sigma_P$$

$$\mu_{V_{1,1}} = \mu_{V_{0,2}} + i\theta k_V\,[2\ \psi\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi^2\ (1/2)\sigma_{A A_T A A_V}]\,/\sigma_P$$

$$\mu_{V_{1,2}} = \mu_{V_{0,3}} + i\theta k_V\,[2\ \psi\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi^2 (1/4)\sigma_{A A_T A A_V}]\,/\sigma_P$$

$$\mu_{V_{2,0}} = \sigma_{V_{1,1}} + i\theta k_V(2\ \psi\ \sigma_{A_T A_V} + 4\ \psi^2\ \sigma_{A A_T A A_V})\,/\sigma_P$$

$$= \mu_{V_{0,2}} + i\theta k_V\,[2(2\ \psi\ \sigma_{A_T A_V}) + 4\ \psi^2(1 + 1/2)\sigma_{A A_T A A_V}]\,/\sigma_P$$

$$\mu_{V_{n,0}} = \mu_{V_{0,n}} + i\theta k_V \left[n(2\ \psi\ \sigma_{ATAV}) + 4\ \psi^2 \sum_{r=0}^{r=n-1} (1/2)^r\ \sigma_{AATAAV} \right] / \sigma_P$$

$$\mu_{V_{2,1}} = \mu_{V_{1,2}} + i\theta k_V (2\ \psi\ \sigma_{ATAV} + 4\ \psi^2\ (1/2)\ \sigma_{AATAAV}) / \sigma_P$$
$$= \mu_{V_{0,3}} + i\theta k_V\ [2(2\ \psi\ \sigma_{ATAV}) + 4\ \psi^2(1/2 + 1/4)\sigma_{AATAAV}] / \sigma_P$$

$$\mu_{V_{n,m}} = \mu_{V_{0,m+n}} + i\theta k_V \left[n(2\ \psi\ \sigma_{ATAV}) + 4\ \psi^2 \sum_{r=0}^{r=n-1} (1/2)^r\ \sigma_{AATAAV} \right] / \sigma_P$$

Avec l'hypothèse d'équilibres panmictique et de linkage au départ,
$\mu_{V_{0,1}} = \mu_{V_{0,2}} = \text{— — — — — — —} = \mu_{V_{0,n}} = \mu_{V_0}$

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 43-62.

Inbreeding et appariement chromosomique chez le Blé, le Seigle, le Triticale : conséquences en matière de sélection et d'introgression

M. BERNARD

Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A.,
Centre de Recherches de Clermont-Ferrand,
63100 Clermont-Ferrand

Résumé

L'amélioration de la fertilité et des performances agronomiques du Triticale est corrélative d'une amélioration de sa gamétogenèse. La question posée est de savoir quelle peut être l'origine des désordres chromosomiques constatés au niveau du matériel primaire, et quels facteurs peuvent contribuer à une diminution de ces désordres.

Une partie de la réponse est apportée par l'étude du comportement sous régime d'inbreeding des espèces parentes — Blé et Seigle — et du Triticale lui-même. L'inbreeding est un facteur déterminant une amélioration des appariements chromosomiques chez le Blé et le Triticale, une détérioration de ces appariements chez le Seigle, conjointement à des phénomènes de modification structurale des chromosomes. A partir d'études d'hybrides interspécifiques, il apparaît que le contrôle génétique des appariements chez le Seigle est complexe, et que l'inbreeding sélectionne paradoxalement chez cette espèce des allèles favorisant les appariements chromosomiques.

Nous suggérons qu'une évolution identique est observable dans le cas d'un certain nombre d'espèces diploïdes — à prédominance allogame — de la sous tribu des *Triticinae*.

A partir de ces observations, il apparaît que l'intégration ou la non intégration dans une structure polyploïde de gènes d'asynapsis existant dans des espèces diploïdes détermine l'apparition de situations de type « allopolyploïde » ou « autopolyploïde ». A ce propos, l'hypothèse de PANDEY concernant le contrôle génétique de la recombinaison chez les organismes supérieurs est discutée.

En outre, l'existence des perturbations observées au niveau des structures chromosomiques chez le Seigle, et certains comportements méiotiques d'hybrides interspécifiques, suggèrent le rôle probable de certaines régions chromosomiques particulières (hétérochromatiques) dans les appariements méiotiques.

L'amélioration de la stabilité chromosomique du Triticale peut donc être attribuée à la sélection chez le Seigle de gènes promoteurs d'appariements, et à l'élimination ou l'inhibition de certaines de ces zones hétérochromatiques.

La variabilité des systèmes de contrôle des appariements chromosomiques en fonction de l'inbreeding, et la limitation des échanges génétiques en situation hétérozygote, conduisent à formuler diverses remarques concernant :

— la gestion de populations hétérozygotes du point de vue de l'amélioration des plantes;

— les processus de spéciation en fonction du degré de ploïdie;

— les méthodes d'hybridation interspécifique pour la recherche d'une introgression optimale;

— la méthode d'analyse cytogénétique d'espèces polyploïdes.

Une bonne part des progrès réalisés en amélioration des plantes repose sur la faculté de créer et de sélectionner de nouvelles combinaisons génétiques. Indépendamment du fait qu'il importe de sélectionner les meilleures d'entre elles de façon aussi objective que possible — c'est-à-dire avec un risque d'erreur minimum — dans le cadre des objectifs fixés, il convient également de nous interroger sur les possibilités que nous avons de créer ces nouvelles combinaisons génétiques.

Il semblait évident, jusqu'à une époque récente, que le nombre de combinaisons génétiques augmentait exponentiellement avec le nombre de couples d'allèles différents mis en présence au niveau d'une structure hétérozygote. En réalité, de nombreux travaux réalisés ces 30 dernières années montrent que les choses ne sont pas aussi simples que cette vision très mendélienne le laisse supposer. Ces travaux portent essentiellement sur la théorie des chiasmas et des « jonctions » au niveau de paires chromosomiques, sur l'effet de l'hétérozygotie au niveau des possibilités et des modalités de la recombinaison, enfin sur la réalité du contrôle génétique de l'appariement chromosomique chez de nombreuses espèces végétales et animales.

Pour ce qui va suivre, nous entrerons dans un certain nombre de considérations concernant les deux derniers points, en nous appuyant sur des exemples pris chez quelques espèces de la sous-tribu des *Triticinae* : le Blé tendre *Triticum aestivum* (L.) THELL ssp *vulgare* MK ($2n = 6x = 42$, AA BB DD), le Seigle, *S. cereale* (L.) ($2n = 14$, RR), le Triticale, *Tritico-secale Wittmack*. Comme on sait, le Triticale résulte soit de l'amphiploïdisation de la F_1 (Blé tendre × Seigle, $n = 28$), et est alors appelé communément Triticale octoploïde ($2n = 8x = 56$, AA BB DD RR), soit de la F_1 (Blé dur × Seigle, $n = 21$), et est appelé Triticale hexaploïde ($2n = 6x = 42$, AA BB RR). En fait de nombreux génotypes de Triticale hexaploïdes actuels dérivent de croisements entre les deux formes sus-mentionnées.

Après avoir présenté quelques travaux personnels ou conduits en collaboration, et les références bibliographiques nécessaires à la compréhension du sujet, nous discuterons des différents résultats et présenterons une hypothèse concernant l'évolution des systèmes de contrôle de la recombinaison. Cette hypothèse permet de rendre compte de la plupart des observations d'ordre génétique rapportées par divers auteurs, et sa validité s'étend probablement à d'autres complexes polyploïdes dont la genèse est comparable à celle du groupe d'espèces mentionnées. D'autre part, elle permet de tirer des conséquences dans un certain nombre de domaines, concernant notamment les techniques d'analyse cytologique, certains aspects des processus de spéciation par amphiploïdisation, les techniques d'hybridation interspécifique, et vient à l'appui de certaines recommandations concernant la gestion de populations de plantes hétérozygotes.

I. — Rappel de quelques résultats

Depuis que l'on étudie le Triticale $8x$, on sait que cette espèce est chromosomiquement instable et réverse vers des formes $6x$, principalement de type « Blé tendre ». La méiose de cette espèce est irrégulière, les aneuploïdes sont extrêmement fréquents, et le niveau de ploïdie ne peut généralement être maintenu que par le moyen d'un contrôle cytologique.

Le Triticale $6x$ est plus stable. Il n'a jamais été mentionné d'élimination du génome de Seigle, ni de réversions spontanées vers des formes tétraploïdes. Cepen-

dant, cette espèce est également perturbée sur le plan de la gamétogenèse : l'appariement chromosomique est souvent irrégulier et l'aneuploïdie relativement fréquente, surtout chez les amphiploïdes primaires résultant directement du doublement de F_1 (Blés tétraploïdes × Seigle) (SANCHEZ-MONGE, 1956; LARTER et SHIGENAGA, 1971). Les techniques de colorations différentielle (GIEMSA par exemple), qui permettent de « marquer » et de reconnaître certains chromosomes, notamment ceux du Seigle, ont rendu possible l'identification des univalents (chromosomes non appariés) dans les méioses de Triticale. Les divers auteurs qui ont étudié cette question sont d'accord pour dire que ces univalents sont principalement des chromosomes de Seigle (LELLEY, 1975*a*; MERKER, 1973; THOMAS et KALTSIKES, 1974). L'étude de la gamétogenèse et de la stabilité chromosomique de lignées d'addition Blé-Seigle (BERNARD, 1976) révèle en outre que les différents chromosomes de Seigle n'ont pas le même degré de responsabilité quant aux anomalies constatées.

On a pensé depuis longtemps que ces anomalies pouvaient provenir du fait que l'on forçait à l'homozygotie un génome provenant d'une espèce allogame et, de surcroît, autoincompatible, le Seigle. Pour limiter cet inconvénient, divers auteurs (MÜNTZING, 1939; SANCHEZ-MONGE, 1956; Y. CAUDERON, 1963) ont utilisé des lignées inbred, et généralement autofertiles, de cette espèce, dans la création de Triticale primaires : l'hypothèse avancée était que les génotypes utilisés auraient été préadaptés à une situation d'homozygotie. Mais, d'après les mêmes auteurs, l'utilisation de telles lignées « n'améliore systématiquement ni la stabilité, ni la fertilité de l'amphiploïde obtenu » (Y. CAUDERON, 1967).

Dans ce contexte, certains travaux récents, conduits par nous-mêmes ou par d'autres auteurs, méritent d'être mentionnés. Ils projettent une lumière nouvelle sur les aspects chromosomiques de la création du Triticale, et permettent de confirmer, dans une certaine mesure, le bien-fondé de l'hypothèse avancée.

Dans ce qui suit, les résultats rapportés à partir des travaux de différents auteurs concernent l'appariement des chromosomes, mesuré en métaphase I de cellules-mères de pollen (CMP). L'appréciation de cet appariement peut être considérée comme une mesure indirecte de l'importance des phénomènes de recombinaison, survenus au cours des phases antérieures à la métaphase I. Nous admettons

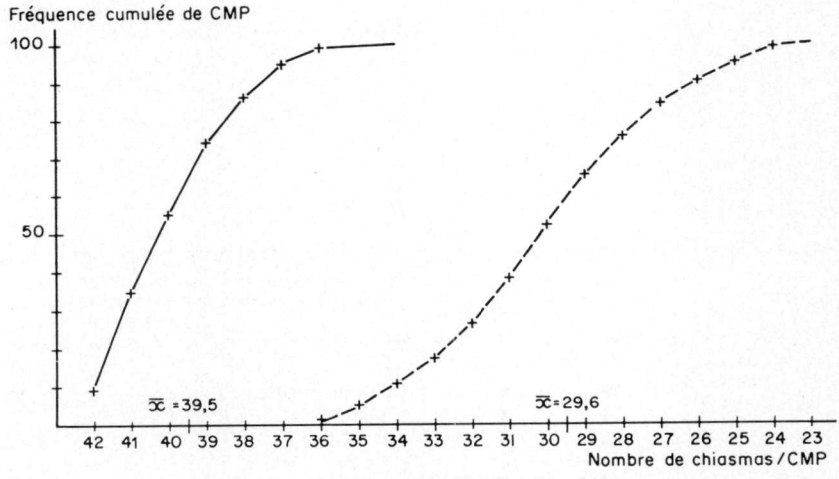

FIG. 1. — *Courbe de distribution des chiasmas chez une lignée* (—) *et un hybride* (— —) *de Triticale 6x.*

donc que l'appariement chromosomique est la traduction, au plan cytologique, d'un événement lié plus ou moins directement à la formation de crossing-over, Nous n'envisageons en aucun cas, sans en méconnaître cependant l'importance. les événements antérieurs au phénomène mesuré.

A. — *Cas du Triticale et du Blé*

Le Triticale et le Blé, malgré un passé évolutif fort différent, réagissent de manière identique à une augmentation du niveau d'hétérozygotie.

La figure 1 rapporte les fréquences cumulées de chiasmas pour une lignée

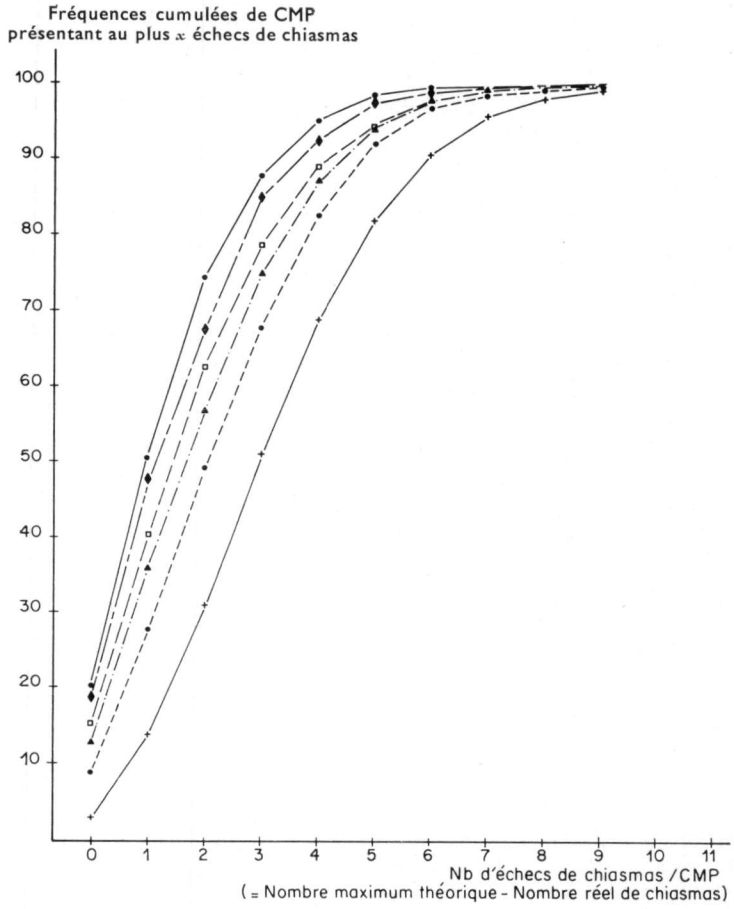

FIG. 2. — *Distribution des chiasmas chez « Chinese Spring », « Courtot », leur F_1 et les générations de back-cross par « Courtot ».*

● ——— ● P_1 = « Chinese Spring ».
◆ ——— ◆ P_2 = « Courtot ».
▲ .—.—. ▲ 1 = F_1 de R_2.
□ ——— □ 2 = F_1 de R_3.
● — — — ● 3 = F_1 de R_1.
+ ——— + 4 = F_1.

homozygote de Triticale hexaploïde, et pour un hybride F_1 de cette espèce; il apparaît nettement que l'hétérozygotie se traduit par une relative inhibition de l'appariement chromosomique, tandis que l'homozygotie correspond à une situation où l'appariement chromosomique est important. Notons que pour les meilleures lignées de Triticale obtenues en France du point de vue des performances agronomiques, l'appariement mesuré est voisin de celui obtenu avec un cultivar classique de Blé (environ 40 chiasmas /CMP).

Globalement, le même phénomène est observé chez le Blé tendre. Au cours de la création de la série monosomique du cultivar « Courtot », menée en collaboration avec le Laboratoire de Cytogénétique I.N.R.A. de Versailles, nous avons été amenés à observer le comportement méiotique de « Courtot », de « Chinese Spring », de leur F_1, et des générations de back-cross par « Courtot ». Ces deux cultivars sont très proches sur le plan de l'organisation chromosomique (pas de translocations ou d'inversions cytologiquement décelables).

La figure 2 rappelle un des résultats de cette étude (BERNARD M., CAUDERON Y., SAIGNE B., à paraître) : l'appariement chromosomique est d'autant meilleur que le génotype considéré est plus homozygote. Le comportement méiotique se régularise en effet au fur et à mesure des générations de back-cross par « Courtot », donc au fur et à mesure que l'homozygotie augmente.

Chez ces deux espèces, l'hétérozygotie est perceptible au plan cytologique par une diminution de l'appariement des chromosomes, et semble donc se traduire par ce que certains auteurs ont appelé « blocage de la recombinaison ».

B. — *Cas du Seigle*

La comparaison du comportement méiotique des populations, lignées et hybrides F_1 de Seigle a été faite en détail par REES et THOMPSON en 1955-1956. Le problème avait été abordé auparavant par divers auteurs, notamment LAMM (1936), MUNTZING et AKDIK (1948) et PRAKKEN (1943).

Ces divers auteurs ont montré que, chez les plantes hétérozygotes (provenant de populations, ou hybrides F_1), l'appariement est meilleur, et la variance de la distribution des chiasmas plus faible, que chez les plantes inbred (fig. 3). REES et THOMPSON (1956), par l'étude d'un croisement diallèle impliquant un nombre limité de lignées de Seigle, concluent à l'existence d'un contrôle polygénique de l'appariement chromosomique. Ce contrôle est caractérisé par des effets de superdominance et d'interaction non allélique, de telle sorte que les F_1 et les plantes hétérozygotes en général, ont une méiose régulière.

Chez les plantes inbred, ils notent l'apparition de très nombreuses anomalies dans le comportement des chromosomes (REES, 1955; MUNTZING et AKDIK, 1948) : défaut ou hétérogénéité de spiralisation, présence de fragments chromosomiques, de micro-noyaux, existence d'activité néocentrique, appariement entre chromosomes non homologues. Ces diverses anomalies, constatées également, mais avec une très faible fréquence, dans des plantes appartenant à des populations, font dire à MUNTZING et PRAKKEN (1941), que le Seigle est une plante « chromosomiquement instable ». De plus, l'inbreeding s'accompagne de modifications structurales des chromosomes, et en particulier de modifications morphologiques au niveau des télomères, avec élimination ou dissipation de zones hétérochromatiques (RUFBENBAUER, 1975, et communication personnelle).

Un dernier point, signalé par REES (1955), concerne la localisation des chiasmas : normalement distaux, ils deviennent fréquemment proximaux chez les lignées inbred.

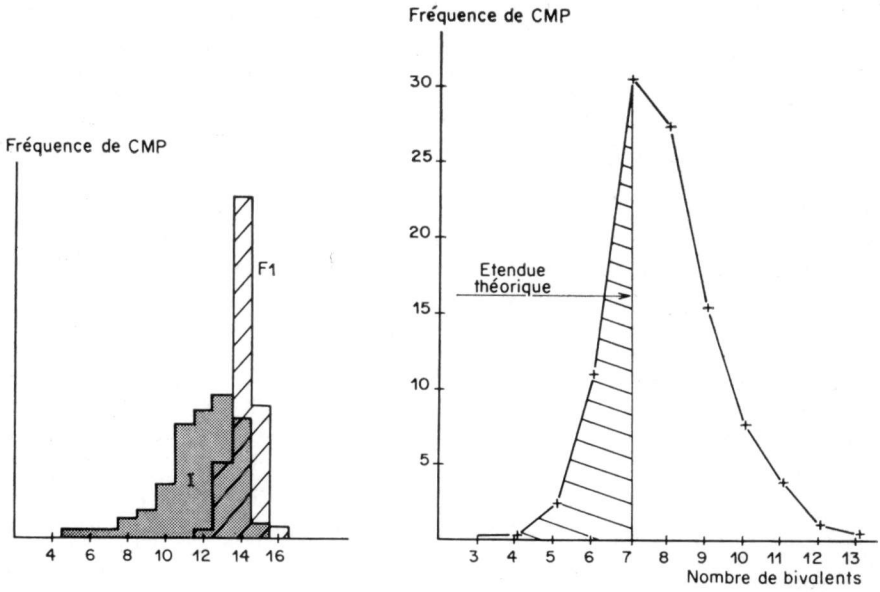

FIG. 3. — *Distribution des chiasmas chez une plante inbred et une plante F_1 de Seigle* (d'après REES et THOMPSON, 1957).

FIG. 4. — *Distribution des bivalents chez les hybrides AB RR (Triticale 6x × Seigle inbred) (4x = 28 chromosomes)* (d'après BERNARD M. et SAIGNE B., 1977).

Il semble donc, en première analyse, que l'inbreeding entraîne chez cette espèce une diminution quantitative de l'importance des appariements chromosomiques, et affecte l'organisation structurale des chromosomes et du génome. Ces diverses observations justifient donc la tentative de créer des Triticale à partir de génotypes Seigle « présélectionnés » pour leur tolérance à l'homozygotie.

Plus récemment, des travaux rapportés à propos de croisements interspécifiques : *Blé × Seigle*, et surtout *Triticale × Seigle*, permettent d'apporter de nouveaux éléments quant au déterminisme génétique du contrôle des appariements chez le Seigle.

C. — *Étude des hybrides Triticale × Seigle*

Un certain nombre d'auteurs (MILLER et RILEY, 1972; LELLEY, 1975*b*, 1976; BERNARD et SAIGNE, 1977) ont étudié le comportement méiotique d'hybrides entre Triticale octoploïde et Seigle (ABDRR, $2n = 35$) et Triticale hexaploïde et Seigle ($2n = 28$, ABRR). Les résultats, bien que très hétérogènes et apparemment contradictoires, méritent d'être soulignés.

1. — *Étude de croisements de type : Triticale 8x × Seigle*

MILLER et RILEY (1972) observent, dans certaines CMP d'hybrides de ce type, un déficit assez considérable dans le nombre d'univalents, normalement de 21. Ce déficit semble proportionnel au nombre de génomes R présents : nul au niveau

de structures ABDR, il est très important au niveau de génotypes ABD RRR, provenant de croisements entre Triticale $8x$ et Seigles tétraploïdes. Malheureusement, le nombre de plantes observées pour chaque type n'est pas mentionné.

LELLEY (1975) mentionne que 6 plantes F_1 (ABDRR) sur 20 présentent occasionnellement plus de 7 bivalents. Le nombre moyen d'univalents descend entre 15 et 16 (au lieu de 21 attendu) chez 3 plantes. LELLEY conclut à l'existence d'un appariement homéologue plus ou moins important entre A, B et D. Une étude plus complète du même auteur (LELLEY, 1976) porte sur les F_1 résultant de croisements entre lignées d'addition Blé-Seigle ($2n = 44$), et Seigle. Les Seigles utilisés sont *S. cereale* cv. « Petkus » et un génotype de *S. montanum*, espèce pérenne sauvage, plus ou moins autofertile, considérée comme ancêtre de *S. cereale*. L'appariement attendu est de : 1 bivalent + 27 univalents.

TABLEAU I

Nombre de plantes issues de croisements (Lignées d'addition × Seigle) présentant en moyenne 2 bivalents ou plus
(d'après LELLEY, 1976)

Identification des chromosomes de Seigle à l'état disomique	*S. cereale* (Petkus)	*S. montanum*
N° 1	0 : 13	0 : 6
N° 2	1 : 11	1 : 14
N° 3	4 : 13	10 : 10
N° 4	1 : 9	2 : 7
N° 5	0 : 8	5 : 6
N° 6	0 : 12	0 : 4
N° 7	1 : 8	0 : 10
Total	7 : 74	18 : 57

On constate (tabl. 1) qu'il y a appariement homéologue pour un certain nombre de combinaisons hybrides, impliquant certaines des lignées d'addition seulement. Ces lignées d'addition pourraient correspondre à des chromosomes de Seigle porteurs de gènes promoteurs des appariements homéologues. On remarque également que la fréquence de ces chromosomes « inducteurs » est plus importante dans le cas de *S. montanum* que dans le cas de *S. cereale*.

2. — *Étude de croisements de type : Triticale 6x × Seigle* ($2n = 28$, ABRR)

LELLEY (1975) observe, chez 3 plantes sur 20, un très léger déficit d'univalents par rapport au nombre attendu (14), déficit qu'il estime non significatif.

Par contre, MILLER et RILEY (1972) observent un déficit d'univalents beaucoup plus important dans des F_1 (Triticale 6x × *S. montanum*) et (Triticale $6x$ × *S. cereale* $4x$), sans mention de l'effectif étudié.

Nous avons réalisé, depuis 1974, un certain nombre de croisements (Triticale $6x \times$ Seigle), en utilisant essentiellement des lignées de Seigle inbred obtenues par BERBIGIER. Outre l'intérêt qu'ils présentent pour l'amélioration de certains caractères chez le Triticale $6x$ (BERNARD et BERNARD, 1977), ces croisements nous ont permis d'obtenir des formes $4x$ de Triticale, impossibles à obtenir par croisement direct. Les méioses des plantes F_1 et F_2 ont été étudiées (BERNARD et SAIGNE, 1977). La distribution des bivalents observée dépasse de beaucoup la limite théorique de 7 bivalents (fig. 4), et peut atteindre 13 bivalents. Il y a donc, dans 50 p. 100 des CMP environ, appariement entre chromosomes A et B, et cet appariement peut être très intense. Manifestement, il y a inhibition du contrôle génétique assuré principalement par le gène Ph du chromosome 5B, contrôle qui confère au Blé, en dépit de sa nature polyploïde, le comportement méiotique d'une espèce diploïde.

Des auteurs espagnols (JOUVE et MONTALVO, 1977) ont observé le même phénomène que nous sur du matériel comparable au nôtre.

II. — Interprétation et discussion

A. — *Étude des systèmes génétiques contrôlant l'appariement chromosomique*

1. — *Cas du Seigle*

On peut conclure des différents travaux mentionnés qu'il existe, chez le Seigle, un système polygénique assurant le contrôle des appariements chromosomiques. Ce système est distribué sur différents chromosomes (notamment 3 R et 5 R); dans certaines situations génétiques (hybrides interspécifiques), ce système est susceptible d'induire des appariements entre chromosomes homéologues, donc d'inhiber le système Ph (5 B) du Blé tendre. Cette inhibition est régulièrement observée si l'on utilise des lignées inbred de Seigle, non si l'on utilise des populations, à partir desquelles les résultats sont beaucoup plus irréguliers. De plus, le fait que cette inhibition n'ait été signalée sur des F_1 ABDR que par METTIN *et al.* (1976) et DVORAK (1977), et avec des intensités relativement faibles, suggère qu'il existe un effet de dosage au niveau du génome R.

On peut donc faire l'hypothèse suivante : dans les populations de Seigle, les gènes contrôlant l'appariement chromosomique existent sous différentes formes alléliques, inductrices plus ou moins fortes d'appariement entre chromosomes. Les formes alléliques fortement inductrices, susceptibles de provoquer l'appariement entre chromosomes non strictement homologues, sont sélectionnées par les régimes de reproduction consanguine : autofécondation, croisements frère-sœur, dérive par échantillonnage génétique restreint.

Il existe cependant une contradiction entre une telle hypothèse et la moindre intensité d'appariement constatée au niveau des lignées inbred (REES, 1955, REES et THOMPSON, 1956) par rapport aux plantes issues de populations. Cette contradiction peut n'être qu'apparente, car la mesure de l'intensité d'appariement ne tient pas compte de phénomènes qualitatifs (localisation des chiasmas, modification de la structure interne du génome) dont les conséquences — parfois cytologiquement décelables — sont difficiles à quantifier.

2. — *Cas du Blé*

Chez le Blé, le système de contrôle des appariements chromosomiques est bien connu (RILEY, 1960; RILEY *et al.*, 1973; MELLO-SAMPAYO et CANAS, 1974). Relativement complexe, il est également très stable; on ne connaît pas de variations alléliques naturelles pour les divers gènes concernés : si elles existent, elles n'ont pas été mises en évidence de façon indiscutable. Ce système est un équilibre de forces antagonistes, inductrices (3 B) et inhibitrices (5 B) d'appariement chromosomique. Il est suffisamment inhibiteur pour interdire normalement l'appariement homéologue, mais aussi, comme nous l'avons vu, pour freiner l'appariement au niveau de paires « hétérozygotes » de chromosomes homologues. Toute déviation de la stricte homologie est sanctionnée par une difficulté d'appariement.

Un point intéressant est de souligner comment, du point de vue génétique, se comporte le gène « Ph » porté par le chromosome 5 B vis-à-vis de gènes de contrôle des appariements existant chez certaines espèces diploïdes appartenant à la même tribu que le Blé (*Aegilops speltoides*, *Ae. mutica*). Ce gène Ph peut être inhibé par certains génotypes « promoteurs d'appariement » de ces espèces. La situation inverse — c'est-à-dire vicariance du 5 B par des génotypes de ces espèces, ou inhibition du 3 B — existe, mais les cas signalés résultent, semble-t-il, de situations génétiques particulières (présence de chromosomes accessoires : DOVER, 1973).

On peut donc retenir que le gène « Ph » se comporte généralement comme récessif par rapport aux gènes favorisant les appariements. Ces gènes existent chez des espèces diploïdes, allogames, plus ou moins directement apparentées au Blé. A cet égard, le Seigle semble se comporter de la même façon que ces espèces (fig. 5).

Pour ce qui est du Triticale, il semble donc que l'acquisition de génotypes présentant un comportement méiotique régulier, en même temps que de hautes

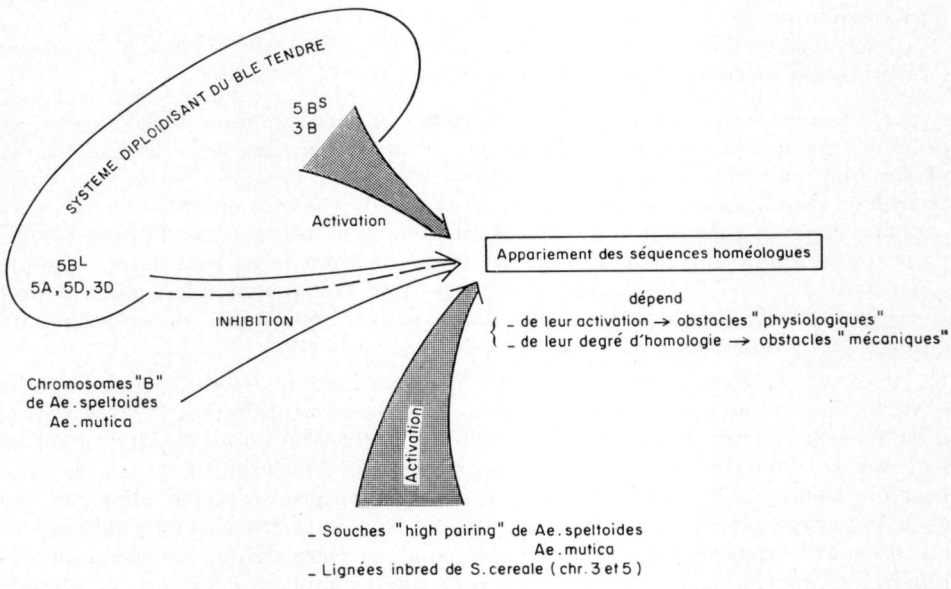

FIG. 5. — *Schéma du contrôle des appariements chez le Blé.*

performances agronomiques, a été facilitée par l'utilisation de lignées inbred de Seigle dans la fabrication du matériel primaire. Les gènes ainsi introduits ont pu contribuer à améliorer l'appariement entre chromosomes du génome R.

3. — *Évolution des systèmes de contrôle de la recombinaison en fonction du niveau de ploïdie : une hypothèse*

Comment peut-on passer d'un système diploïde de type Seigle à une structure « pseudodiploïde » de type Blé? Dans le premier cas, l'inbreeding s'accompagne de la sélection de gènes promoteurs d'appariement. Dans le deuxième cas, où les génotypes sont généralement fortement inbred, l'appariement entre chromosomes homéologues est interdit, grâce à un contrôle génétique dont la pièce maîtresse est un gène de relative asynapsis.

Rappelons que, d'après les travaux d'un certain nombre d'auteurs concernant l'élaboration d'une espèce polyploïde (VARDI, 1974), on peut estimer que les principales phases de cette élaboration sont les suivantes :

— présence dans une même zone géographique d'espèces s'intercroisant facilement, donc peu différentes l'une de l'autre (l'une au moins doit être à prédominance allogame);

— doublement chromosomique (par voie végétative ou sexuée) de leurs hybrides;

— rétrocroisements répétés de ces amphiploïdes avec les espèces diploïdes parentales, déterminant l'apparition de triploïdes : phase d' « introgression cumulative »;

— élaboration de formes polyploïdes stables, à la suite de ces rétrocroisements, possédant une bonne valeur sélective dans certaines situations par rapport aux diploïdes.

Il est vraisemblable que l'émergence de ces formes polyploïdes s'accompagne d'une évolution vers l'homozygotie.

Dans ces conditions, on peut imaginer une double issue aux phénomènes d'hybridation accompagnés d'amphiploïdisation :

1. Les gènes contrôlant les appariements chromosomiques dans les espèces diploïdes ne comportent pas d'inhibiteurs d'appariements, mais seulement des allèles plus ou moins promoteurs d'appariement. La F_1 aura une méiose quasi régulière; l'évolution au niveau polyploïde vers une situation inbred peut s'accompagner de la sélection de génotypes modérément promoteurs d'appariement, d'où apparition de multivalents. La situation correspondante sera définie comme « autopolyploide »; il n'y pas intervention d'un contrôle génique déterminant l' « appariement préférentiel » entre chromosomes homologues par rapport aux chromosomes homéologues.

2. Il existe chez l'une des espèces introgressives un ou des gènes récessifs d'asynapsis, tel que celui décrit par PRAKKEN (1943) chez le Seigle. L'introduction d'un tel gène au niveau de plantes polyploïdes détermine une régularisation de leur méiose, donc une meilleure gamétogenèse et une amélioration de leur fertilité (fig. 6). Défavorable dans des populations d'une espèce diploïde allogame, un gène de ce type détermine un avantage sélectif évident pour les formes polyploïdes qui en sont porteuses. La situation correspondante sera définie comme allopolyploïde, de laquelle sont proches les espèces appartenant au complexe polyploïde des *Triticinae*.

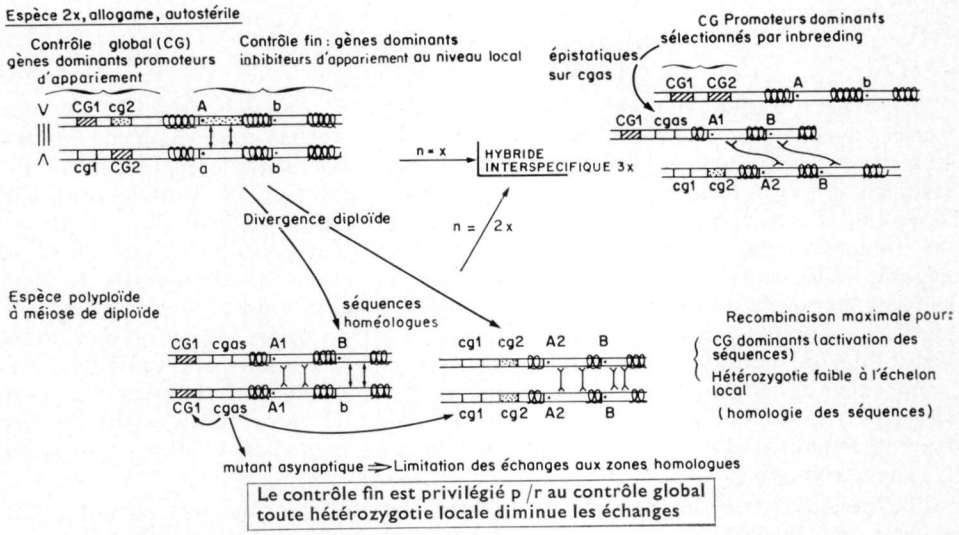

FIG. 6. — *Hypothèse d'évolution des systèmes de contrôle de la recombinaison dans un complexe polyploïde.*

Ce modèle de passage d'un état diploïde à un état « pseudodiploïde », bien que basé sur des phénomènes d'appariement préférentiel entre chromosomes, intègre des mécanismes de contrôle « actifs ». Dans un tel système, il n'est pas nécessaire d'imaginer l'existence de grandes différences au niveau chromosomique pour qu'il y ait comportement diploïde. Par conséquent, les différents génomes constitutifs de l'espèce polyploïde peuvent être génétiquement et phylétiquement très proches, ce qui est compatible avec une vision évolutive et « dynamique » des systèmes polyploïdes.

Ce modèle a pour corollaire que la distinction entre espèces dites auto- et allo-polyploïdes n'est pas aussi fondamentale que présentée traditionnellement. STEBBINS (1971) a d'ailleurs insisté sur le caractère artificiel de cette distinction :

« *Dans la littérature cytologique, la relation entre hybridation et polyploïdie a souvent été obscurcie par la tentative de diviser les polyploïdes en deux catégories bien définies... Les cytologistes ont tenté d'établir une série de critères précis, très rigides, pour distinguer les deux catégories... Ils ont conclu* (...) *que dans l'évolution de ces « autopolyploïdes » l'hybridation n'a pas joué un rôle significatif.*

La faiblesse de ce raisonnement est qu'il implique un concept beaucoup trop étroit de l'hybridation. En attirant l'attention sur les effets du croisement entre espèces différant largement (...), *il néglige les effets beaucoup plus importants et plus communs de la polyploïdie sur l'hybridation entre espèces étroitement apparentées et même entre écotypes de la même espèce... Un concept évolutionnaire pourrait être ainsi défini : l'hybridation est le croisement entre différents individus appartenant à des populations qui ont des exigences adaptatives différentes.* »

B. — *Discussion du modèle de* PANDEY

On peut tenter de relier les divers phénomènes observés au niveau de ces espèces avec le modèle général proposé par PANDEY (1972) concernant la « régulation de la recombinaison génétique chez les organismes supérieurs ». A partir de résultats d'études conduites sur certains champignons et plantes supérieures (dont le Seigle), PANDEY propose un modèle théorique rendant compte des variations des fréquences de recombinaison. La conclusion de cette étude est que l'hétérozygotie « bloque la recombinaison, tandis que l'homozygotie la favorise ». Tout se passe comme si les mécanismes mis en place tendaient à préserver les structures génétiques préexistantes dans les génotypes hétérozygotes, et à préserver les possibilités de variation à partir de génotypes *a priori* faiblement variables. Ces remarques sont à rapprocher des conclusions d'une étude de HILLEL et SIMCHEN (1974) sur la variabilité génétique observée dans des populations naturelles, et leur descendance, d'une espèce allogame (*Triticum speltoides*) et d'une autogame (*T. longissimum*).

Cependant, certains éléments expérimentaux ne cadrant pas parfaitement avec le modèle général (et notamment ceux observés sur Seigle), PANDEY est amené à supposer l'existence de deux types de contrôle, « global » et « fin ». Il émet l'hypothèse que le contrôle fin est surimposé au contrôle global, considéré comme « primitif et plus caractéristique des Procaryotes ». De plus, une distinction majeure entre les deux systèmes est l'établissement de relations de dominance caractéristiques entre allèles, différentes dans les deux systèmes. Pour ce qui concerne le contrôle global, *les gènes dominants augmentent la recombinaison, les gènes récessifs la diminuent; dans le contrôle fin, les gènes dominants diminuent la recombinaison, les gènes récessifs l'augmentent.*

Si l'on s'en tient à la généralité du phénomène, le Blé et le Triticale rentrent bien dans le cadre proposé par PANDEY, tandis que le Seigle semble se comporter différemment. Si l'on tente de faire la distinction entre les deux systèmes de contrôle, les choses sont beaucoup moins claires.

1. — *Pour le Seigle*

On est conduit à admettre que le contrôle global est épistatique sur le contrôle fin, pour autant que l'on s'en tienne aux appariements chromosomiques. Cette prééminence expliquerait la régularité méiotique des structures génétiques hétérozygotes; elle est compatible avec l'existence de gènes récessifs d'asynapsis.

Ce modèle rend plus difficilement compte des événements constatés au niveau du matériel inbred :

— l'asynapsis pourrait être interprétée par l'émancipation de gènes récessifs du contrôle global, inhibiteurs d'appariement : c'est une des idées maîtresses de la théorie de PANDEY;

— or, les tests génétiques indirects (croisement avec Blé) montrent au contraire que les génotypes inbred sont enrichis en gènes favorisant les appariements, se comportant comme « dominants » (épistatiques sur Ph);

— on est donc conduit à admettre que le *contrôle fin prend le pas sur le contrôle global en situation d'inbreeding*, et que à ce niveau également, les gènes dominants (inhibiteurs d'appariement) seraient retenus.

2. — *Pour le Blé*

Tout démontre que le contrôle fin est privilégié par rapport au contrôle global. Ce contrôle global est assuré, comme nous l'avons mentionné, par des gènes antagonistes établissant une situation de relative asynapsis, et plutôt récessifs par rapport aux gènes existant dans les espèces diploïdes apparentées. Dans ces conditions, il semble bien que seule l'hétérozygotie — et non la présence de gènes dominants au niveau du contrôle fin — est responsable de l'asynapsis constatée.

Il est donc évident que le modèle de PANDEY est impuissant à rendre compte d'un certain nombre de phénomènes, dont certains échappent probablement à une analyse génétique purement mendélienne.

C. — *Rôle possible de structures chromosomiques dans les mécanismes d'appariement*

Un point troublant réside par exemple dans le manque d'affinité entre chromosomes de Seigle et chromosomes de Blé, même en situation génétique « permissive » (Ph inhibé). Or, on sait que certains de ces chromosomes présentent entre eux une bonne homéologie (GUPTA, 1971) et l'on connaît la grande similitude des ADN de ces espèces, révélée par les travaux de BENDICH et Mc CARTHY (1970). Une explication à ce manque d'affinité entre chromosomes pourrait être l'existence de remaniements structuraux plus ou moins importants depuis « l'ancêtre commun ». Une autre explication, notamment suggérée par les travaux concernant les hybridations entre ADN, touche à l'existence de régions chromosomiques particulières, qui semblent exercer un rôle plus ou moins direct dans les phénomènes d'appariement, et être sensibles à des modifications du niveau d'inbreeding, donc à des modifications de la biologie florale; ces régions pourraient être essentiellement les zones hétérochromatiques très abondantes et importantes chez le Seigle (BENNETT *et al.*, 1977; WEIMARCK A., 1975). L'existence de ces zones rend compte de la différence quantitative d'ADN entre Seigle et Blés diploïdes (BENDICH et Mc CARTHY, 1970; BENNETT *et al.*, 1977); en outre, certains travaux récents suggèrent fortement un rôle direct de l'hétérochromatine dans l'établissement de contacts entre chromosomes.

Ce rôle pourrait être joué de deux façons différentes :

1 e hypothèse : *l'hétérochromatine n'aurait qu'un rôle passif, purement mécanique*

Chez de nombreuses espèces, les zones hétérochromatiques sont des segments du chromosome à réplication tardive (LIMA de FARIA et JAWORSKA, 1972). Ceci peut être mis en relation avec le fait que le Seigle, riche en hétérochromatine, a une méiose dont la durée globale est plus grande (51 h à 20 °C) que celle des blés diploïdes (42 h) et des espèces polyploïdes Blé et Triticale (24 et 37 h), en raison principalement d'un allongement des phases préméiotiques (BENNETT *et al.*, 1971). On voit également qu'il y a accélération de la méiose et des phénomènes préliminaires chez les espèces polyploïdes par rapport aux diploïdes.

Une telle accélération pourrait déterminer une limitation des possibilités de choix du partenaire au niveau de l'appariement, et rendre compte dans une certaine mesure du comportement méiotique du Triticale.

Des éléments en faveur du rôle direct de l'hétérochromatine au niveau des appariements chromosomiques sont fournis par les travaux de THOMAS et KALTSIKES (1974) et de MERKER (1976). Ces auteurs montrent que les difficultés d'appariement constatées chez le Triticale concernent essentiellement les zones hétérochromatiques, caractéristiques des chromosomes du Seigle; de plus, la délétion de telles zones accroît notablement les possibilités d'appariement des chromosomes concernés. Les travaux de BENNETT (1977), sur les divisions nucléaires dans l'albumen de Triticale, vont dans le même sens.

Ceci est à rapprocher des observations de RUEBENBAUER (1975) mentionnant que l'inbreeding chez le Seigle entraîne des modifications morphologiques des chromosomes, en particulier la disparition de zones télomériques hétérochromatiques. Ces éléments permettent d'avancer que l'élimination des zones hétérochromatiques du Seigle serait nécessaire à une domestication de l'espèce Triticale, dans le sens d'une adaptation à l'homozygotie. Une hypothèse (THOMAS et KALTSIKES, 1974) est que cette élimination peut être accélérée par irradiation. En collaboration avec le Laboratoire de Mutagenèse I.N.R.A. de Dijon, nous poursuivons depuis 1974 un certain nombre de programmes destinés à vérifier cette hypothèse.

Ceci est à rapprocher des observations de STEBBINS (1966) et de BENDICH et Mc CARTHY (1970) à propos de l'évolution des complexes polyploïdes, notamment chez les Graminées : selon ces auteurs, l'amphiploïdisation déterminerait une diminution de la quantité d'ADN par génome, notamment au niveau des ADN redondants.

Ce fait, bien que contesté, a reçu une confirmation génétique à propos de l'évolution de loci « homéologues » chez certains groupes de Poissons (FERRIS et WHITT, 1977).

2e hypothèse : *l'hétérochromatine pourrait exercer un contrôle direct sur la recombinaison*

Certains travaux tendent à valider cette hypothèse. Il semble, par exemple que les chromosomes accessoires (chromosomes « B », présents chez de nombreuses espèces allogames) sont susceptibles de modifier les fréquences d'appariement et la localisation des crossing-over au niveau des chromosomes « A ». Chez les *Triticinae* par exemple, les chromosomes B de *Ae. speltoides* et *Ae. mutica* (DOVER et RILEY, 1972; DOVER, 1974) auraient un effet vicariant du système 5 B. La démonstration ne paraît pas entièrement convaincante, du fait que les plantes utilisées, porteuses ou non de chromosomes B, n'étaient pas isogéniques. D'autres observations vont cependant dans le même sens, notamment celles de WARD (1976) sur Maïs. Par contre, pour ce qui concerne le Seigle, les chromosomes surnuméraires ne présentent pas cet effet vicariant du 5 B (LELLEY, 1976b; ROTHAAN et SYBENGA, 1976), mais ils sont aussi faiblement hétérochromatiques (BURNHAM, 1962).

On ne peut exclure que la formation et la localisation de zones hétérochromatiques soient sous contrôle de gènes impliqués plus ou moins directement dans la régulation des appariements (UPADHYA, 1968), et liés au type de biologie florale. Les observations de MUNTZING *et al.* (1968) concernant l'instabilité phénotypique des chromosomes B du Seigle transférés dans un génotype Blé vont également dans ce sens.

III. — Conséquences et conclusion

Deux éléments semblent essentiels :

1) Il existe un contrôle génétique des appariements chez les espèces étudiées, comme probablement chez de nombreuses autres espèces; ce contrôle génétique semble plus ou moins variable, et plus ou moins complexe, suivant que l'espèce est diploïde ou polyploïde. De plus, les gènes participant à ce contrôle présentent des formes alléliques dont certaines prédominent en régime de consanguinité. A ce titre, il serait intéressant d'étudier de manière approfondie quelques diploïdes autogames.

2) D'une façon générale, il semble que l'hétérozygotie soit corrélée avec une inhibition de la recombinaison. Ceci est indiscutable chez une espèce telle que le Blé; chez le Seigle, ceci n'apparaît pas vrai si l'on s'en tient aux appariements chromosomiques, mais une approche qualitative et génétique de cette question, abordée par REES (1955), devrait permettre d'aller dans le même sens. Un élément en faveur de cette thèse est que l'inbreeding chez cette espèce sélectionne les allèles promoteurs d'appariement au niveau du contrôle global.

Ces deux principes étant posés, on peut tenter de dégager un certain nombre de conséquences, au niveau de l'espèce d'une part, au niveau de croisements interspécifiques d'autre part.

1. — *Conséquences au niveau de l'espèce*

a) Du point de vue de l'amélioration des plantes, il semble évident que la variabilité génétique que l'on peut extraire d'un état hybride est largement inférieure à ce qu'il serait théoriquement possible d'en attendre. Il s'agit là du paradoxe signalé par d'autres auteurs (PANDEY, 1972; RIVES, 1977).

C'est pourquoi, indépendamment de la théorie des jonctions présentée par HANSON (1959), il semble important de prévoir, dans un programme d'exploitation de la variabilité génétique à la suite de croisements interspécifiques, des phases « d'hétérozygotie ménagée », phases permettant la fragmentation du génome en un grand nombre de zones hétérozygotes et homozygotes; cette fragmentation devrait permettre de préserver à la fois la variabilité potentielle et ses potentialités d'expression dans les descendances. Ces phases d'hétérozygotie ménagée peuvent être obtenues sous régime d'inbreeding doux, par exemple, par croisement frère × sœur (croisement entre plantes F_2 ou F_3, chez une autogame).

b) Du point de vue de la sélection naturelle, il serait intéressant d'approfondir l'intérêt évolutif de mécanismes contrôlant la recombinaison.

Chez une espèce telle que le Seigle, l'apparition par isolement géographique et dérive, d'écotypes plus ou moins consanguins s'accompagne de la sélection de gènes promoteurs d'appariement. L'hybridation entre écotypes différents donnera lieu à des plantes hautement hétérozygotes, chez lesquelles l'hybridité n'est pas un facteur pénalisant au niveau de la fertilité gamétique : il y a gamétogenèse régulière *et* préservation des structures génétiques parentales. Cette espèce doit donc présenter une grande résistance à l'éclatement en écotypes et sous espèces.

Chez le Blé, au contraire, une hétérozygotie importante s'accompagne de désordres assez considérables au niveau de la méiose et de la gamétogenèse. Il

est donc vraisemblable qu'une espèce comme le Blé offre plus de prise que la précédente aux phénomènes de spéciation, et qu'elle est plus susceptible de donner lieu assez rapidement à de nombreuses sous-espèces et espèces, au sens botanique du terme. Ce point de vue peut être tempéré par le fait que la nature polyploïde de ces espèces s'accompagne généralement d'une bonne aptitude au croisement interspécifique.

Il apparaît donc que le mode de biologie florale ne touche pas seulement aux mécanismes de reproduction, en tant que système de passage d'une génération à la suivante : il s'accompagne également de différences dans le comportement génétique global, perceptibles notamment au niveau des phénomènes de recombinaison, et probablement au niveau de l'organisation du génome lui-même.

2. — *Conséquences au niveau de l'hybridation interspécifique*

Elles sont de plusieurs ordres :

a) Il est manifeste que l'émergence d'espèces polyploïdes s'est accompagnée d'un transfert de l'information génétique des espèces diploïdes vers les espèces polyploïdes. On doit s'attacher à reproduire ce modèle de transfert de gènes en laboratoire, indépendamment du fait que ces croisements sont souvent polarisés; en effet, l'espèce polyploïde cultivée — considérée comme allopolyploïde au sens classique du terme — a une méiose régie par un système inhibiteur d'appariement. Si l'on utilise comme espèce « donneur » une autre espèce polyploïde, comportant un système de contrôle comparable, l'introgression de gènes d'une espèce dans l'autre risque d'être limitée. Il est préférable d'utiliser une espèce diploïde portant un système génétique promoteur d'appariement — suivant le modèle Seigle ou autres espèces diploïdes — qui permettra l'établissement d'échanges homéologues.

b) Le deuxième point important est que l'existence de systèmes géniques contrôlant l'appariement tend, à notre sens, à rendre relative la division classique — et arbitraire — entre espèces allo- et espèces autopolyploïdes. Nous considérons que la genèse de ces deux types est probablement très voisine; la différence essentielle réside dans la mise en place — à la suite d'introgression — de mécanismes limitant de façon plus ou moins stricte les appariements.

c) Le troisième point se situe au niveau de l'analyse cytogénétique. L'existence de systèmes génétiques de contrôle de la recombinaison, susceptibles de varier en fonction du degré d'inbreeding des génotypes étudiés, doit attirer l'attention des cytologistes sur les limites de la technique des « analyseurs diploïdes ». Le principe de cette technique est théoriquement simple : on croise une espèce polyploïde avec un certain nombre d'espèces diploïdes supposées avoir contribué à l'élaboration de l'espèce polyploïde; l'appariement chromosomique en méiose de l'hybride F_1 permet classiquement de déterminer la similitude entre le génome de l'espèce $2x$ et l'un des génomes constitutifs du polyploïde.

Si l'échantillon utilisé de l'espèce diploïde porte des gènes promoteurs d'appariement, l'analogie chromosomique mesurée permettra de conclure, avec un risque d'erreur important, à l'identité entre le génome $2x$ et l'un des génomes de l'espèce polyploïde. Si au contraire, le système asynaptique de l'espèce polyploïde n'est pas inhibé, et dans la mesure où il n'y a pas similitude absolue entre les génomes mis en présence, on concluera que l'espèce diploïde considérée n'a pas participé à la genèse de l'espèce polyploïde. On se rend compte que l'utilisation dans ce type

d'analyse de génotypes plus ou moins consanguins — pour des raisons diverses, mais évidentes — d'espèces diploïdes peut conduire à des conclusions sensiblement divergentes. De tels phénomènes ont pu contribuer à obscurcir certaines questions touchant à la phylogenèse d'espèces cultivées. Il est donc important de prendre conscience des limites de l'utilisation de certaines méthodes, et de l'intérêt de mener conjointement plusieurs types d'analyses.

Reçu pour publication en août 1978.

Summary

Inbreeding and chromosome pairing in Wheat, Rye and Triticale: consequences for breeding and introgression

I. — In Triticale, especially in the newly established amphiploids, there is often considerable failure of chromosome pairing, and univalents are common. This leads to the production of aneuploid offspring at high frequencies, and explains the chromosomal instability of the 56 chromosome Triticale, which have a strong tendency to revert to hexaploid forms. It has been suggested that univalents are mainly chromosomes of the rye genome, and that these abnormalities could be due to the drastic homozygosity of this genome in an amphiploid structure.

Several authors have suggested that chromosomal disturbances could be avoided and that fertility could be increased, by using self fertile inbred lines of Rye.

1. Inbreeding has very different effects according to the species. Inbred genotypes of bread wheat and hexaploid Triticale show better chromosome pairing than heterozygous plants. In rye, it was found that inbreeding leads to a reduction in chiasma frequency, and to chromosomal abnormalities, which are rare in population plants and F_1 progenies.

2. However, analysis of the meiotic behaviour of interspecific hybrids (from the crosses between Triticale an Rye) shows that Rye is able to suppress the activity of the Ph locus of the wheat genome (chromosome 5 B), and to promote considerable homeologous chromosome pairing. The results of different experiments suggest a great genotypic variation for this effect: a strong inhibition of the diploidizing mechanism of wheat can be regularly observed if inbred lines are used; population plants give widely different levels of homeologous chromosome pairing.

From these observations, we can conclude that the chromosomal pairing in rye is determined by several genes on different chromosomes, each of them showing allelic variation. Some of these allelic forms are strong promotors of chromosome pairing: we suggest that inbreeding selects these alleles. We think that most of the inbred genotypes of Rye, and others diploid outbreeding species, related to wheat, are promotors of homeologous pairing, and are able to suppress the 5 B activity.

In addition, an « asynaptic » gene has been reported in Rye by PRAKKEN (1943). Its deleterious effect on meiotic behaviour and fertility makes it sublethal in a diploid allogamous species.

Finally, all these observations suggest that there is a coherent pattern in the genetic systems controlling chromosomal pairing, evolving from the diploid to the polyploid state.

The existence of such allelic variation — as in Rye — in relation to the mating system and the level of inbreeding in diploids, could explain the appearance of different types of polyploid, plants. An auto-polyploid like structure could result from the integration, at the polyploid level of alleles promoting chromosomal pairing, or non-asynaptic. However if an asynaptic gene is involved in the course of the events leading to the polyploid structure, this gene would give a selective advantage to plants carrying it, for gametogenesis and fertility. Without great genomic differentiation, such genotypes will be in an allopolyploid-like state. This could explain why it is difficult, and probably not realistic, so search for the precise origin of the different genomes of a polyploid species, and particularly to allocate each genome to a diploid donor species.

II. — The meiotic behaviour in Wheat and Triticale, but not in Rye, fits well with the pattern of regulation of genetic recombination in higher organisms proposed by PANDEY (1972).

PANDEY's hypothesis suggests two general types of control, « coarse » and « fine »:

— the disturbances in the inbred Rye genotypes are explained by the coarse control, by recessive genes which restrict the pairing frequency: on the contrary, it appears that these genotypes are pairing promotors;

— in wheat, the coarse control is assumed by an integrated and very stable system, which determines a tendency to asynapsis; whatever the origin of dissimilarity between chromosomes (heterozygosity or homeology), any difference leads to a decrease of chromosome pairing. Coarse control by dominant genes no longer exists in this type of amphiploid.

III. — It is difficult to explain several experimental observations by a purely genetic hypothesis, for example:

— in rye, the breakdown of the normal outbreeding system determines abnormalities in the behaviour and the structure of chromosomes;

— in spite of genetic similarity between them, chromosomes of wheat and rye fail to pair, even if Ph is absent;

— in Triticale, several observations from different authors suggest an effect of heterochromatin on chromosome pairing.

Heterochromatic regions are known to be very important in Rye; they could explain differences in DNA quantities between rye and diploid wheat species. They seem very susceptible to the mating system. They could play a direct (genetic) or indirect (mechanical) role in chromosome pairing. However, we can not exclude that they could be under control of genes related to the mating system and the level of heterozygosity.

IV. — From the existence of genetic control of chromosome pairing, highly variable in outbreeding diploid species, and the general inhibition of chromosome pairing in heterozygotes, we can suggest some conclusions:

1. If heterozygosity « switches off » recombination, we have to use — especially in selfer plant breeding — mating systems which allow satisfactory chromosomes pairing during the segregant generations.

2. From an evolutive standpoint, it is obvious that a species containing genes for lower chiasma frequency is likely to produce new ecotypes rapidly: hybridity results in low pairing and probably low fertility. If we consider a diploid species bearing high-pairing genes, the hybrids between ecotypes of this species will show regular meiosis and good fertility: the appearance of genetically isolated populations will be slower than in the previous species.

3. For interspecific hybridization, we must underline three important features:

— as a result of the existence of genetic system controlling chromosome pairing, an attempt to maintain the classical distinction of natural polyploids into two definite categories, autopolyploids and allopolyploids, does not fit well with the evolutionary processes. It appears likely that the origin of the two categories is not very different — mostly, hybridization between populations or ecotypes of the same species —; but, the subsequent evolution after amphiploidization has different issues according to the genetic control of pairing affinity between chromosomes;

— for the same reason, a difficult question concerns the method of the diploid analyzers, used to give an estimation of the genomic constitution of a polyploid species: it is obvious that the kind and the degree of chromosome pairing at meiosis in F_1 interspecific hybrids will be different according to the genotypes used, and their level of inbreeding, mainly in the diploid species;

— for practical utilization of interspecific hybridization, in order to gather a great genetic variability, and to obtain much recombination between species, we have to reproduce the natural mechanisms of the introgressive hybridization: the gene flow from a diploid to a polyploid species will be more effective, if homeologous pairing can be improved in interspecific hybrids. This could be achieved by using genotypes, promotors of pairing, which can be found in diploids.

Références bibliographiques

BENDICH A. J. et Mc CARTHY B. J., 1970. DNA comparisons among barley, oats, rye and wheat. *Genetics*, **65**, 545-565.

BENNETT M. D., 1977. Heterochromatin, aberrant endosperm nuclei and grain shrivelling in wheat-rye genotypes. *Heredity*, **39**, 3, 411-419.

BENNETT M. D., CHAPMAN V. and RILEY R., 1971. The duration of meiosis in pollen mother cells of wheat, rye and Triticale. *Proc. Roy. Soc.*, London B, **178**, 259-275.

BENNETT M. D., GUSTAFSON J. P. and SMITH J. B., 1977. Variation in nuclear DNA in the genus *Secale*. *Chromosoma*, **61**, 149-176.

BERNARD M., 1976. Étude des caractéristiques cytologiques, morphologiques et agronomiques de six lignées d'addition Blé-Seigle. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (1), 67-91.

BERNARD M. et BERNARD S., 1977. Methods of gene transfer from Bread Wheat and Rye to hexaploid Triticale. *Proc.* **8***th Eucarpia Congress, Interspecific Hybridization in plant Breeding*, Madrid, May 23-25, 1977, 181-189.

BERNARD M. et SAIGNE B., 1977. Étude cytogénétique de F_1 et F_2 (Triticale hexaploide × Seigle) : mise en évidence d'une inhibition du système diploïdisant du Blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (6), 737-748.

BERNARD M., CAUDERON Y. et SAIGNE B. Création de la série monosomique de *T. aestivum* (*L.*) Cv Courtot : observations cytologiques (en préparation).

BURNHAM Ch. R., 1962. *Discussions in Cytogenetics*. Burgess Publishing Company, Minneapolis 15, Minnesota, 374 p.

CAUDERON Y., 1963. *Rapport d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Clermont-Ferrand.*

CAUDERON Y., 1967. *Rapport d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Clermont-Ferrand.*

DOVER G. A., 1973. The Genetics and interactions of « A » and « B » chromosomes controlling meiotic chromosome pairing in the *Triticinae*. *Proc.* **4***th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Missouri, 1973, 653-666.

DOVER G. A. and RILEY R., 1972. Prevention of pairing of homoeologous chromosomes of wheat by an activity of supernumerary chromosomes of *Aegilops*. *Nature*, **240**, 159-161.

DVORAK J., 1977. Effect of rye on homoeologous chromosome pairing in wheat × rye hybrids. *Can. J. Genet. Cytol.*, **19**, 549-556.

FERRIS S. D. and WHITT G. S., 1977. Loss of duplicate gene expression after polyploidisation. *Nature*, **265**, 258-260.

GUPTA P. K., 1971. Homoeologous relationship between wheat and rye chromosomes. Present Status. *Genetica*, **42**, 199-213.

HANSON W. D., 1959. Theoretical distribution of the initial linkage block lengths intact in the gametes of a population intermated for *n* generations. *Genetics*, **44**, 839-846.

HILLEL J. and SIMCHEN G., 1973. Mating systems, populations structure and chromosome behaviour in *Triticum speltoides* and *T. longissimum*. *Proc.* **4***th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Missouri, 1973.

JOUVE N. and MONTALVO D., 1977. Meiotic behaviour in hybrids between 6*x* Triticale and *Secale cereale L. Interspecific Hybridization in Plant Breeding*, *Proc.* **8***th Eucarpia congress*, Madrid, Spain, 1977, 191-197.

LAMM R., 1936. Cytological studies on inbred rye. *Hereditas*, **22**, 217-240.

LARTER E. N. and SHIGENAGA S., 1971. Further evidence on the derivation of univalents in hexaploid Triticale. *Can. J. Genet. Cytol.*, **13**, 895-898.

LELLEY T., 1975*a*. Identification of univalents and rod bivalents in *Triticale* with Giemsa. *Z. Pflanzenzüchtung*, **75**, 252-256.

LELLEY T., 1975*b*. Genic control of pairing of rye chromosomes in Triticale. *Z. Pflanzenzüchtung*, **75**, 24-29.

LELLEY T., 1976*a*. Induction of homoeologous pairing in wheat by genes of rye suppressing chromosome 5B effect. *Can. J. Genet. Cytol.*, **18**, 485-489.

LELLEY T., 1976*b*. The effect of supernumerary chromosomes of Rye on homoeologous pairing in hexaploid wheat. *Z. Pflanzenzüchtung*, **77**, 281-285.

LIMA DE FARIA A. and JOWORSKA H., 1972. The relation between the chromosome size gradient and the sequence of DNA Replication in Rye. *Hereditas*, **70**, 39-58.

MELLO SAMPAYO T. and CANAS A. P., 1973. Suppressors of meiotic chromosome pairing in common wheat. *Proc.* **4***th Int. Wheat Genetics Symp.*, Columbia, Missouri, 1973, 709-713.

MERKER A., 1973. Identification of aneuploids in a line of hexaploid Triticale. *Hereditas*, **74**, 1-6.

MERKER A., 1976. The cytogenetic effect of heterochromatin in hexaploid Triticale. *Hereditas*, **83**, 215-222.

METTIN von D., SCHLEGEL R., BLUTHNER W. D. and WEINRICH M., 1976. Giemsa Banding von M I Chromosomen bei Weizen-Roggen-Bastarden. *Biol. Zbl.*, **95**, 35-41.

MILLER T. E. and RILEY R., 1972. Meiotic chromosome pairing in wheat-rye combinations. *Genet. Iberica*, **24**, 241-250.

MUNTZING A., 1939. Studies on the properties and the ways of production of rye-wheat amphidiploids. *Hereditas*, **25**, 387-430.

MUNTZING A. and AKDIK S., 1948. Cytological distrubances in the first inbred generations of rye. *Hereditas*, **34**, 485-509.

MUNTZING A. and PRAKKEN R., 1941. Chromosomal aberations in rye populations. *Hereditas*, **27**, 273-308.

MUNTZING A., JAWORSKA H. and CARLIBO M. C., 1968. Meiotic behaviour of B chromosomes of rye after transfer to hexaploid wheat. *Wheat Inform. Service*, **26**, 21-22.

PANDEY K. K., 1972. Origin of genetic variation: regulation of genetic recombination in the higher organisms, a Theory. *Theor. appl. Genet.*, **42**, 250-261.

PRAKKEN R., 1943. Studies in asynapsis in Rye. *Hereditas*, **29**, 475-495.

REES H., 1955. Genotypic control of chromosome behaviour in Rye. I. Inbred lines. *Heredity*, **9**, 93-116.

REES H. and THOMPSON J. B., 1956. Genotypic control of chromosome behaviour in Rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. *Heredity*, **10**, 409-424.

REES H., 1957. Genotypic control of chromosome behaviour in Rye. IV. The origin of new variation. *Heredity*, **11**, 185-193.

RILEY R., 1960. The diploidisation of polyploid wheat. *Heredity*, **15**, 407-429.

RILEY R., CHAPMAN V. and MILLER T. E., 1973. The determination of meiotic chromosome pairing. *Proc.* **4***th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Mo, 1973.

RIVES M., 1977. Réflexion pour une stratégie de l'amélioration de la Vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (1), 61-73.

ROOTHAAN M. and SYBENGA J., 1976. No 5B compensation by Rye B chromosomes. *Theor. appl. Genet.*, **48**, 63-66.

RUEBENBAUER T., 1975. Genetic principles of partial self-compatibility within inbred lines of Rye (*Secale cereale L.*) from the breeder's point of view. *Genetica polonica*, **17** (3), 273-290.

SANCHEZ-MONGE E., 1956. Studies on 42 chromosome Triticale. I. The production of the amphiploids. *An. Aula Dei*, **4**, 191-207.

SANCHEZ MONGE E., 1958. Hexaploid Triticale. *Proc.* **1***st Intern. Wheat Genetics Symposium*, 181-194.

STEBBINS, 1966. Chromosome variation and evolution. *Science*, **152**, 1463-1469.

STEBBINS, 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnold Publishers Ltd, 216 p.

THOMAS J. B. and KALTSIKES P. J., 1974. A possible effect of heterochromatin on chromosome pairing. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **71** (7), 2787-2790.

UPADHYA M. D., 1968. A new interpretation of the mechanism regulating chromosome pairing in *Triticum*. *Wheat Inform. Serv.*, **27**, 15-17.

VARDI A., 1973. Introgression between different ploidy levels. *Proc.* **4***th Intern. Wheat Genetics Symposium*, 131-141, Columbia, Missouri, 1973.

WARD E. J., 1976. The effect of accessory chromatin on chiasma distribution in maize. *Can. J. Genet. Cytol.*, **18**, 479-484.

WEIMARCK A., 1975. Heterochromatin polymorphism in the rye karyotype as detected by the Giemsa C banding technique. *Hereditas*, **79**, 293-300.

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 63-77.

Etude *in vitro* de la compétition pollinique chez quelques génotypes de luzerne (*Medicago sativa* L.) (1)

M. DEBRAND, J. M. CORNUET*, Y. DATTÉE** et P. GUY***

F.N.A.M.S., 9, rue des Fleurs, 49000 Angers
**Station expérimentale d'Apiculture, C.R.A.S.E., 34140 Montfavet*
***École normale supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05*
****Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 36600 Lusignan*

Résumé

Les auteurs relatent 2 expériences de culture *in vitro* de pollen de différents génotypes de *Medicago sativa*. La technique photographique permet de comparer les cultures pures et les cultures en mélange 2 à 2.

Les résultats sont analysés selon le modèle de CHALBI (1969) et GALLAIS (1970). Cette étude de la compétition a montré que la germination d'un pollen est très dépendante du génotype du partenaire. L'identité des effets producteurs et partenaires peut s'expliquer par la libération de substances agissant comme des régulateurs de croissance lors de la germination du pollen.

L'une des premières étapes de la formation d'une graine est la croissance des tubes polliniques à travers le style. Chez la Luzerne ce stade de la reproduction sexuée a fait l'objet de nombreuses recherches portant sur les interactions style-pollen et les phénomènes de compétition pollinique. Des expérimentations ont d'abord permis de mieux comprendre l'auto- et l'interfertilité (DATTÉE, 1975) et les mécanismes favorisant l'hétérozygotie chez cette espèce à fleurs hermaphrodites.

L'analyse de la compétition pollinique devrait permettre une approche biologique des sélections gamétiques qui interviennent dans l'évolution de la structure génotypique d'une population naturelle ou artificielle. Les phénomènes de compétition pollinique, en apportant des renseignements sur la stratégie reproductive d'une espèce, devraient donc trouver, en sélection, des applications pour la production de semences et pour l'évolution des variétés synthétiques.

(1) Ce texte est une synthèse de résultats obtenus à l'E.N.S., Laboratoire de Zoologie, Paris et à la S.A.P.F., Lusignan à l'occasion du D.E.A. de Jean-Marie CORNUET, 1972, Paris VI[e] et du D.A.A. de Michel DEBRAND, 1976, E.N.S.A., Rennes.

L'étude de la compétition pollinique peut être envisagée de deux manières :

— Les techniques *in vivo* permettent d'étudier les relations entre divers pollens en tenant compte des interactions style-pollen.

— Les techniques *in vitro* permettent d'étudier les comportements de différents pollens mis en présence l'un de l'autre, en dehors de toute interaction style-pollen.

En combinant ces deux techniques sur un même matériel végétal, il sera possible de distinguer la part revenant à chaque composant lors d'une fécondation.

In vivo, BONCIARELLI (1960*a* et *b*) et DEMARLY (1963) ont montré en observant la couleur des fleurs dans des descendances de croisements chez la Luzerne, que la croissance des tubes polliniques de l'allopollen est tellement favorisée par rapport à celle de l'autopollen que 95 p. 100 des graines sont issues d'une fécondation croisée. Les insectes n'amènent pourtant qu'1/5^{e} environ d'allopollen pour 4/5^{e} d'autopollen. Des techniques histologiques plus délicates : marquage du pollen au phosphore radioactif (DEMARLY, 1955), fluorescence des tubes polliniques (SAYERS et MURPHY, 1966) permettent d'étudier la germination du pollen à travers un style de luzerne.

Des méthodes de cultures du pollen *in vitro* ont été mises au point par BARNES et CLEVELAND (1963) en utilisant un milieu nutritif gélosé. Les études suivantes (MILLER et SCHONHORST, 1968; RICE, WANG et GRAY, 1970; SHIPE *et al.*, 1972; DANE et MELTON, 1973; ABDELKEFI, 1978) ont montré qu'il existe une relation entre la longueur des tubes polliniques mesurés *in vitro* et le nombre d'ovules fécondés ou le nombre de graines par gousse. Malgré leur facilité de mise en œuvre ces techniques de culture n'ont jamais, à notre connaissance, été utilisées pour étudier la compétition pollinique.

I. — Matériel et techniques

A. — *Matériel végétal*

Deux séries d'expériences ont été réalisées en 1972 (expérience I) et 1976 (expérience II).

L'expérience I a été réalisée avec 5 plantes d'origine flamande (notées 1, 2, 3, 4, 5). 3 et 4 sont des demi-sœurs de même mère. Ces génotypes utilisés pour mettre au point la technique présentée ici, étaient cultivés en serre dans un bac de culture hydroponique.

L'expérience II était incluse dans un ensemble plus vaste portant sur les relations de fertilité entre mâle-stériles et mainteneurs et en particulier sur la fertilité pollinique des mainteneurs. 3 mainteneurs (A, B, C) étaient utilisés. A, plante d'origine hongroise est issue d'un cycle d'autofécondation. B et C d'origine flamande descendent de 3 cycles d'autofécondation. 3 témoins (D, E, F) proviennent de la variété « Europe ». Toutes les plantes ont été fournies par la Station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan. Elles ont été cultivées en pots dans une serre chauffée et éclairée de l'E.N.S.

B. — *Présentation de la technique*

1. — *Composition du milieu*

La concentration d'agar peut varier de 1 à 2 p. 100, la concentration de saccharose de 5 à 35 p. 100 (BARNES *et al.*, 1972). D'autres sucres sont utilisables. En outre, l'adjonction d'acide borique favorise l'élongation des tubes polliniques (BREWBAKER et KWACK, 1963; VASIL, 1963).

Après divers essais, nous avons retenu le milieu suivant :

— 100 ppm d'acide borique,
— 1 p. 100 d'agar
— 10 p. 100 de saccharose.

} dans l'eau distillée,

Le milieu versé dans des boîtes de Pétri peut être conservé pendant quelques jours au réfrigérateur.

Avant l'ensemencement le milieu doit être placé quelques instants à la température de culture. La température joue un grand rôle dans l'élongation des tubes polliniques et interagit avec la concentration en sucre (BARNES *et al.*, 1972). La température à laquelle nous plaçons les boîtes de Pétri après l'ensemencement est de 21 °C (± 2) pour l'expérience I et de 27 °C (± 2) pour l'expérience II.

2. — *Ensemencement du pollen*

Les fleurs sont déclenchées au-dessus d'un tamis en toile à bluter de maille très fine (40 ou 60 µ). Pour obtenir une densité uniforme des grains de pollen à la surface du milieu gélosé et un espacement suffisant entre les grains, on frotte doucement le tamis installé au-dessus du milieu avec un pinceau (fig. 1). Le pollen passe à travers les mailles de la toile et on évite ainsi les amas de pollen risquant de gêner l'observation.

3. — *Repérage et prises de vues*

Dans l'étude de la compétition pollinique, le repérage individuel des grains de chaque génotype est indispensable (voir fig. 1). La méthode consiste simplement à déposer une feuille d'aluminium triangulaire (ou tout autre repère disymétrique) au milieu de la préparation. Des photos sont prises à l'aide d'une loupe binoculaire couplée à un appareil de prises de vues ou avec un photomicroscope. Pour chaque photo le triangle doit être placé au milieu de la croix de visée de l'oculaire. Une première photo est prise dès le dépôt des grains d'un génotype X, puis la plage repérée est ensemencée avec un pollen Y. Les boîtes de Pétri contenant le milieu ensemencé sont alors placées dans une étude obscure et sorties au moment des prises de vues. Les négatifs une fois développés sont projetés sur un écran (fig. 2).

Cette méthode, très souple d'usage, présente divers avantages :

— Il est toujours aisé de mesurer le pourcentage de germination des grains à condition que le milieu ne contienne pas de bulles d'air susceptibles d'être confondues avec des grains de pollen.

— Comme les tubes polliniques croissent à la surface du milieu gélosé, leur longueur est mesurée à l'aide d'un curvimètre promené sur l'écran en suivant l'image projetée des tubes. Les mesures peuvent être réalisées avec précision car l'image de la plage photographiée peut être agrandie (les grains de pollen situés au milieu

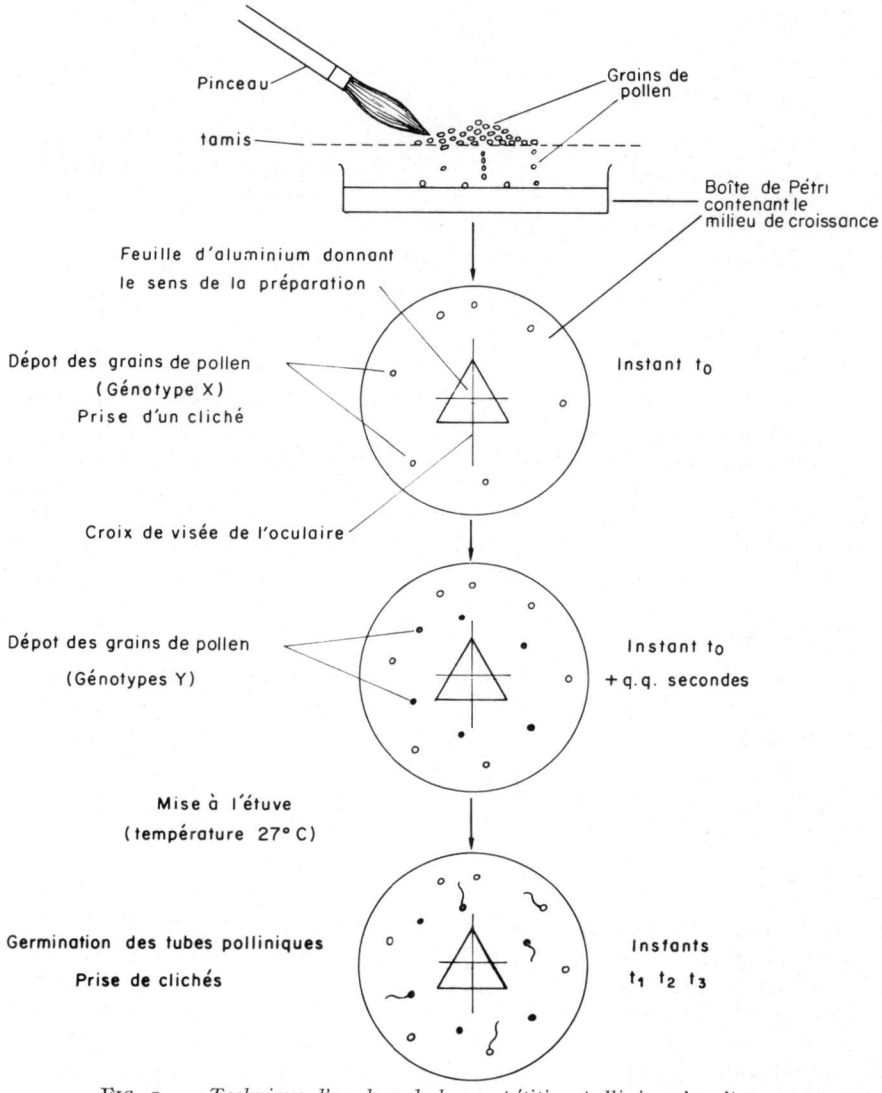

FIG. 1. — *Technique d'analyse de la compétition pollinique* in vitro *: schématisation des diverses étapes.*

N.B. : Pour des raisons de clarté du schéma la taille des grains de pollen a été considérablement agrandie par rapport au diamètre de la boîte de Pétri et leur nombre a été réduit.

du champ de la photographie sont toujours plus nets que ceux de la périphérie suite aux déformations du champ optique sur les bords des lentilles).

— Cette méthode facilite le groupement des manipulations et des mesures qui sont ainsi dissociables dans le temps, avantage important si la conservation des fleurs pose des problèmes ou si la qualité du pollen varie selon les conditions de l'environnement.

Cette méthode peut être mise en œuvre sur d'autres espèces que la Luzerne.

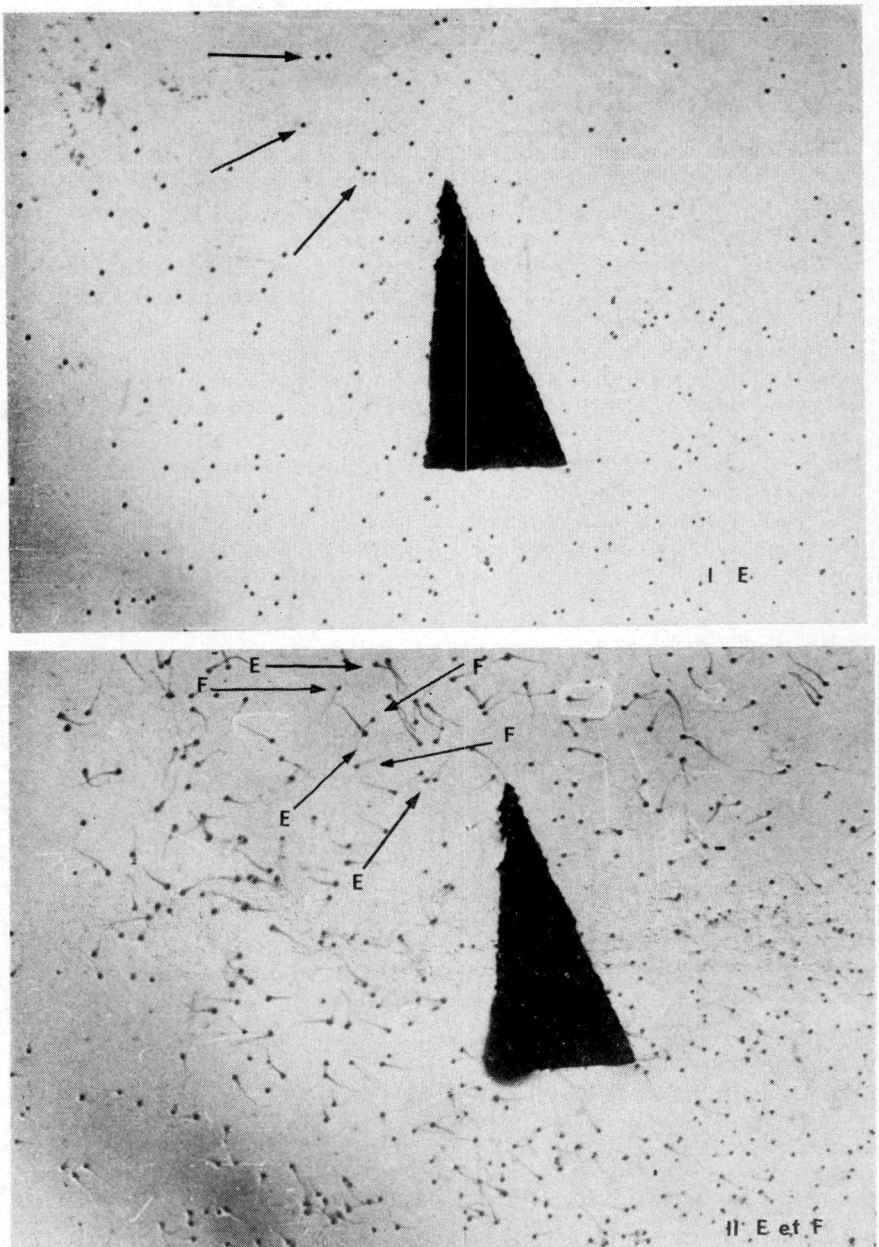

FIG. 2. — *Photographies d'une cellule d'association; exemple des génotypes E et F de l'expérience II.*

I : *Premier cliché pris après l'ensemencement du génotype E (to).*

II : *Deuxième cliché pris après une heure de culture à 27 °C (+ 2), les grains de pollen qui ne figurent pas sur le premier cliché proviennent du génotype F.*

N.B. : I. La superposition des images lors de la projection est facilitée par la présence du triangle en papier d'aluminium.

N.B. : II. 3 grains de pollen de chaque génotype sont repérés par une flèche.

C. — *Protocole expérimental*

1. — *Plan de croisements et variables mesurées*

Dans l'expérience I, les pollens des plantes 1, 2, 3, 4, 5 et dans l'expérience II, celui des plantes A, B, C, D, E, F sont mis en présence 2 à 2 selon un schéma diallèle. Nous disposons également des cultures pures (boîtes de Pétri ensemencées avec un seul génotype) qui servent ainsi de témoins.

La densité des grains de pollen en culture pure est égale à celle des cultures en mélange. Pour ces derniers on utilise donc moitié moins de pollen d'un génotype donné qu'en culture pure.

Dans l'expérience I, la variable analysée est le pourcentage des tubes dont la longueur dépasse 0,80 mm 5 h après le dépôt du pollen. Cette variable a été choisie comme susceptible de rendre compte du pouvoir fécondant résultant de la longueur des tubes.

L'expérience comporte 2 répétitions pour chaque culture.

Dans l'expérience II, nous avons mesuré pour chaque génotype, 2 heures après le dépôt du pollen, la longueur de 30 tubes polliniques pris au hasard parmi les tubes germés. Nous avons mesuré aussi les longueurs atteintes par les tubes polliniques 2 heures après le dépôt du pollen en cultures pures.

2. — *Modèle mathématique*

Le modèle adopté est celui qui est couramment utilisé dans les études de compétition (CHALBI, 1969; GALLAIS, 1970).

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{ij} + b_k + e_{ijk}$$

y_{ijk} dans l'expérience I sera le pourcentage (transformé en arc sin $\sqrt{\ }$) des tubes polliniques du génotype i ayant atteint une longueur supérieure à 0,80 mm en présence du pollen de génotype j dans la k^e répétition :

— μ est la moyenne générale,

— α_i l'effet moyen du pollen i en présence des autres génotypes (α_i est encore appelé l'effet producteur),

— β_j l'effet moyen du pollen j sur les autres génotypes (appelé encore effet partenaire),

— b_k, l'effet répétition,

— γ_{ij} est l'interaction « producteur i × partenaire j »,

— e_{ijk} est une déviation aléatoire d'espérance nulle et de variance σ^2 (liée aux facteurs non contrôlés).

L'analyse porte sur les sommes et les différences :

$g_i = \frac{1}{2}(\alpha_i + \beta_i)$ représente l'aptitude générale de l'association du génotype i.

$c_i = \frac{1}{2}(\alpha_i - \beta_i)$ est l'effet différentiel du génotype i.

$s_{ij} = s_{ji} = \frac{1}{2}(\gamma_{ij} + \gamma_{ji})$ est l'aptitude particulière à l'association des génotypes i et j

$d_{ij} = -d_{ji} = \frac{1}{2}(\gamma_{ij} - \gamma_{ji})$ est l'effet différentiel particulier de l'association i, j.

Dans l'expérience II, le modèle s'écrit $y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + e_{ij}$ du fait de l'absence de répétition, y_{ij} représente la longueur moyenne de 30 tubes polliniques, du génotype i mis en présence du génotype j, après 2 h de germination.

II. — Résultats expérimentaux

A. — *Résultats de l'expérience I*

Le pourcentage de tubes de longueur supérieure à 0,80 mm est porté sur le tableau I pour les deux répétitions. Les valeurs obtenues en cultures pures se trouvent sur la diagonale du tableau.

TABLEAU I

Pourcentage de tubes polliniques de longueur supérieur à 0,80 mm, 5 heures après le dépôt du pollen par rapport au nombre total de grains mesurés sur la plage en condition de compétition (2 répétitions).
Les valeurs obtenues en culture pure sont placées sur la diagonale (4 répétitions)

En présence de . . .	1	2	3	4	5
Mesures de 1	76,0 61,3 56,3 90,3	57,2 63,3	31,0 37,2	67,7 71,0	73,3 63,3
Mesures de 2	25,0 21,1	43,9 46,3 55,6 41,5	33,3 37,5	63,3 56,7	28,1 3,4
Mesures de 3	57,5 43,4	21,4 35,2	56,7 40,0 50,0 50,0	57,7 52,5	68,8 43,4
Mesures de 4	71,5 38,8	33,3 22,6	59,2 78,0	77,7 45,2 46,7 70,0	84,3 89,0
Mesures de 5	77,0 80,8	25,8 18,9	51,8 62,5	84,3 91,7	93,5 45,2 72,4 73,5

Les résultats de l'analyse de variance sur les sommes montrent que l'effet aptitude générale à l'association est hautement significatif (tabl. 2). En d'autres termes au moins un des $g_i = \frac{1}{2}(\alpha_i + \beta_i)$ est statistiquement différent de zéro.

Les aptitudes particulières à l'association sont significatives, mais la valeur calculée du F est plus faible que la précédente.

L'analyse portant sur les différences montre que l'effet différentiel génotypique n'est pas significatif (tabl. 2). Quel que soit i, le paramètre $c_i = \frac{1}{2}(\alpha_i - \beta_i)$ n'est donc pas significativement différent de zéro. Les effets du génotype sont donc aussi importants sur le pollen produit par ce génotype que sur le pollen du partenaire. L'effet différentiel particulier n'est significatif qu'au seuil 5 p. 100.

Les estimations des différents paramètres sont portées sur le tableau 3.

TABLEAU 2

Pourcentage de tubes polliniques dont la longueur est supérieure à 0,80 mm en condition de compétition
Résultats de l'analyse de variance (plantes 1, 2, 3, 4, 5)

Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F
Aptitude générale à l'association	4	2 208,3	552,1	22,6** TS
Aptitude particulière à l'association	5	747,6	150	6,12** TS
Résiduelle	9	219,8	24	
Effet différentiel génotypique	4	86,6	22	1,12 NS
Effet différentiel particulier	6	507,7	85	4,37* S
Résiduelle	10	193,3	19	

TABLEAU 3

Estimation des effets producteurs ($\hat{\alpha}_i$), *partenaires* ($\hat{\beta}_i$), *de l'aptitude générale à l'association* ($\hat{g}_i$) *de l'effet différentiel génotypique* ($\hat{c}_i$)

Plante n°	$\hat{\alpha}_i$	$\hat{\beta}_i$	$\hat{g}_i$	$\hat{c}_i$
1	3,59	0,84	2,21	1,38
2	— 15,43	— 14,34	— 14,89	— 0,55
3	— 3,43	— 2,67	— 3,05	— 0,38
4	7,95	11,93	9,93	— 1,99
5	7,33	4,25	5,78	1,54

N.B. : Estimations des écarts-types : $\hat{\sigma}\alpha i = \hat{\sigma}\beta i = 3{,}10$; $\hat{\sigma}gi = 2{,}55$; $\hat{\sigma}ci = 1{,}76$.

B. — *Résultats de l'expérience II*

Les longueurs moyennes des 30 tubes polliniques de chaque génotype en culture pure ou en association sont portées sur le tableau 4. L'absence de répétition nous oblige à utiliser un modèle additif; les effets spécifiques des croisements, s'ils existent, ne sont pas mis en évidence. Les résultats de l'analyse de variance conduisent aux mêmes conclusions que ceux de l'expérience I (tabl. 5). Sur le tableau 6 se trouvent les estimations des paramètres génotypiques.

TABLEAU 4

Longueur en mm des tubes polliniques en condition de compétition, 2 heures après le dépôt du pollen sur le milieu de culture « in vitro » *(moyenne sur 30 mesures)*

Les résultats des cultures pures sont sur la diagonale

Mesure de \ En présence de	A	B	C	D	E	F
A « 1552 »	0,87 (0,40) (*)	1,00	0,64	0,83	1,05	0,80
B « A_{11} »	0,61	0,69 (0,27)	0,83	0,72	0,81	0,90
C « F_{11} »	0,55	0,73	0,89 (0,34)	0,84	0,91	0,92
D « ES_1 »	0,75	0,93	0,83	0,88 (0,39)	1,10	0,85
E « ES_2 »	0,99	0,88	1,08	1,11	0,87 (0,53)	1,12
F « ES_4 »	0,91	1,04	0,87	0,93	1,19	0,95 (0,43)

(*) Le 2e nombre dans les cases des cultures pures correspond à la longueur atteinte par les tubes polliniques après 1 h de culture.

TABLEAU 5

Longueur moyenne atteinte par les tubes polliniques en compétition (plantes A, B, C, D, E, F)

Résultats de l'analyse de variance

Source de variation	Somme des carrés des écarts	d.d.l.	Carré moyen	F
liée aux sommes	0,558	14		
Aptitude générale à l'association	0,434	5	0,087	6,27** TS
Résiduelle comprenant l'aptitude spécifique. .	0,124	9	0,014	
liée aux différences	0,158	15		
Effet différentiel génotypique.	0,085	5	0,017	2,73 NS
Résiduelle comprenant les effets de réciprocité	0,073	10	0,007	

TABLEAU 6

Estimation des effets producteurs ($\hat{\alpha}_i$), *partenaires* ($\hat{\beta}_i$) *de l'aptitude générale à l'association* ($\hat{g}_i$), *de l'effet différentiel génotypique* ($\hat{c}_i$)

Plantes n°		$\hat{\alpha}_i$	$\hat{\beta}_i$	$\hat{g}_i$	$\hat{c}_i$
A	Mainteneurs	— 0,054	— 0,140	— 0,097	0,043
B		— 0,118	0,003	— 0,058	— 0,060
C		— 0,112	— 0,063	— 0,088	— 0,025
D	Témoins	0,002	— 0,005	0,002	0,003
E		0,176	0,157	0,167	0,010
F		0,107	0,049	0,078	0,029

N.B. : Estimation des écarts-types : $\hat{\sigma}\alpha i = \hat{\sigma}\beta i = 0{,}062$; $\hat{\sigma}gi = 0{,}054$; $\hat{\sigma}ci = 0{,}031$.

C. — *Comparaison des croissances polliniques en cultures pures et en associations*

On peut calculer pour les cultures pures une valeur attendue à partir des paramètres estimés précédemment en constatant que y_{ii} défini comme la longueur attendue moyenne des tubes polliniques (ou le pourcentage de tubes supérieurs à 0,80 mm) du génotype i en compétition avec lui-même est égal à :

$$y_{ii} = \mu + \alpha_i + \beta_i + e_{ij} \qquad \alpha_i + \beta_i = 2_{gi}$$

Ainsi sont calculées les valeurs attendues qui sont à relier aux valeurs observées en culture pure (tabl. 7).

TABLEAU 7

Valeurs attendues et observées en culture pure, des variables mesurées dans l'expérience I et l'expérience II

Expérience I		1	2	3	4	5	Plantes
Valeur	attendue	72,20	47,05	53,50	60,30	72,95	Pourcentage de tube de longueur > 0,80 mm
	observée	70,97	46,82	49,17	59,85	71,15	
Expérience II		**A**	**B**	**C**	**D**	**E**	**F**	**Plantes**
Valeur	attendue	0,77	0,71	0,70	1,05	1,22	0,89	Longueur en mm des tubes polliniques
	observée	0,87	0,69	0,89	0,88	0,87	0,85	

TABLEAU 8

Comparaison des cultures pures et des associations
Analyse factorielle

	Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F
Expérience I	Totale	9	293		
	Génotypes	4	152	37,97	2,54* S
	Entre observés et attendus.	1	81	81,34	5,43 NS
	Résiduelle	4	60	14,97	
	Source de variation	d.d.l.	Somme des carrés	Carré moyen	F
Expérience II	Totale	11	0,258		
	Génotypes	5	0,158	0,0316	1,63 NS
	Entre observés et attendus.	1	0,003	0,003	0,162 NS
	Résiduelle	5	0,097	0,0133	

Le tableau 8 rend compte des 2 analyses factorielles effectuées pour comparer les cultures pures et les associations. Cette analyse sommaire ne révèle pas de différence significative entre les longueurs (ou les pourcentages) atteintes par les génotypes en culture pure et en association.

Les corrélations entre la valeur des génotypes en culture pure et l'aptitude générale à l'association ou l'effet producteur ou l'effet partenaire sont toujours positives et de valeur élevée (tabl. 9). Il est bien évident que le faible nombre de degré de liberté ne permet pas une grande précision sur ces estimations.

TABLEAU 9

Corrélations entre valeur des génotypes en cultures pures et aptitude générale à l'association ($\hat{g}_i$) *ou effet producteur* ($\hat{\alpha}_i$) *ou effet partenaire* ($\hat{\beta}_i$) (1re *et* 2e *ligne*).
Corrélation entre effet producteur en association et effet partenaire (3e *et* 4e *ligne*)

Corrélations entre	$\hat{g}_i$	$\hat{\alpha}_i$	$\hat{\beta}_i$
Valeur des génotypes en cultures pures	0,67 0,81*	0,76 0,92**	0,56 Exp. I (5 génotypes) 0,58 Exp. II (6 génotypes)
Effet producteur en association. . . .			0,95 Exp. I 0,78 Exp. II

N.B. : Dans l'expérience II, la croissance pollinique après 1 h de culture plus discriminante que la croissance après 2 h de culture a été utilisée pour le calcul des corrélations.

III. — Discussion

Les différences hautement significatives entre g_i montrent qu'il existe bien des différences significatives entre associations, qui sont dues à la tendance des effets producteurs et partenaires à varier dans le même sens.

Les corrélations entre effets producteurs et effets partenaires sont élevées dans les 2 expériences (tabl. 9, fig. 3).

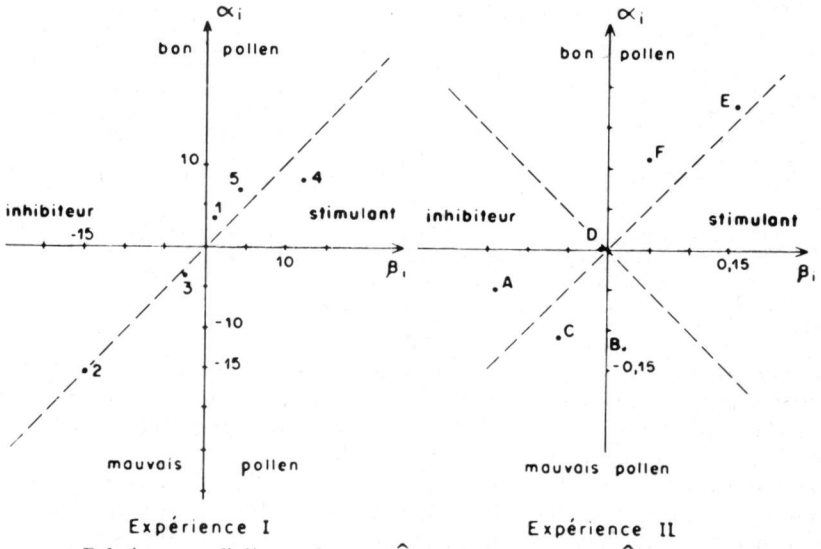

FIG. 3. — *Relation entre l'effet producteur* ($\hat{\alpha}_i$) *et l'effet partenaire* ($\hat{\beta}_i$).

Dans l'expérience I, la concordance de classement entre l'effet producteur et partenaire est parfaite.

Dans l'expérience II, la corrélation de rang entre l'effet producteur et l'effet partenaire est de 0,77 (limite significative au seuil 5 p. 100 pour 4 dd! = 0,88). Le mainteneur B dans l'expérience II donne un pollen germant très mal, mais son comportement vis-à-vis des autres génotypes reste moyen. Cet exemple montre que, dans des cas assez extrêmes, les effets producteurs et les effets partenaires ne sont pas toujours liés, ce qui contribue à abaisser la valeur de la corrélation de rang.

Il convient de remarquer qu'au sein d'une expérience l'amplitude de variation entre α_i et β_i est la même.

En 1re approximation, on peut donc conclure à une identité des effets producteurs et partenaires.

On peut en tirer 2 enseignements :

1) L'effet « compétition » est très important pour le pollen, il confirme des observations antérieures (DEMARLY, 1953) qui avaient montré que le pollen germe mieux lorsque les grains sont agglutinés les uns contre les autres. C'est ce qu'on appelle l'effet de groupe. Dans des expériences ultérieures, il conviendrait de mesurer l'effet de la densité sur la germination *in vitro* du pollen.

2) L'identité des effets producteurs et partenaires peut s'expliquer en évoquant les échanges nombreux entre le tube pollinique et le milieu extérieur. Au cours de sa croissance, un tube pollinique absorbe activement sucres et sels minéraux. Il est probable qu'il modifie par son métabolisme le milieu environnant. De VIENNE (1976) a montré par des électrophorèses que les grains de pollen en germination libèrent rapidement des enzymes dans le milieu.

Ces substances pourraient agir comme des régulateurs de croissance, qui auraient le même effet quelle que soit la nature du pollen. Ces substances, dans cette hypothèse, seraient peu spécifiques.

Les tubes au métabolisme actif diffuseraient plus activement et en plus grande quantité des substances favorables à la croissance. Ils feraient ainsi « profiter » leur voisinage de leur plus grande activité. Par contre un tube pollinique moins actif déprimerait son entourage détournant peut-être une partie des substances à son profit.

C'est ainsi que dans les 2 expériences se sont révélés des génotypes qui ont un bon comportement en associations et qui ont tendance à favoriser leur partenaire. C'est l'exemple de la plante 4, des plantes E et F.

Certains génotypes dont le pollen germe mal (plantes 2 et A) défavorisent en association leur partenaire.

La germination d'un pollen X mis en présence d'un pollen Y dépend donc des qualités propres de X mais aussi des caractéristiques de Y. Par ailleurs, il n'existe pas de différences entre cultures pures et associations. La compétition entre tubes d'un génotype donné serait alors de même nature que la compétition entre tubes polliniques issus de génotypes différents.

Les résultats de l'expérience I montrent une aptitude particulière à l'association très significative. L'effet différentiel particulier est aussi significatif.

De plus les corrélations entre les croissances en cellules pures et les effets producteurs sont supérieures dans les 2 expériences aux corrélations entre les croissances en cellules pures et les effets partenaires.

L'étude des corrélations, l'examen des données moyennes des effets producteurs et partenaires ainsi que les résultats de l'expérience I, conduisent donc à penser que les effets ne sont pas strictement additifs. Les combinaisons des pollens B et E dans l'expérience II, 2 et 5 dans l'expérience I, et la croissance de E et 3 en cultures pures paraissent anormalement faibles tandis que les performances de l'association entre les pollens 3 et 5 et celles de la plante A en culture pure paraissent anormalement fortes. La part des interactions qui revient aux effets génétiques et aux facteurs expérimentaux non contrôlés est ici difficile à déterminer.

Conclusion

Cette étude de la compétition pollinique a montré que la germination d'un pollen est très dépendante du génotype du partenaire. Dans le style d'une fleur de Luzerne la germination de l'allopollen peut dépendre de la nature de l'autopollen à condition que celui-ci puisse exprimer un effet partenaire dans son propre style. Les résultats donnés ici devraient être mis en relation avec des expériences réalisées *in vivo*, afin de rendre compte de la part revenant aux tissus femelles sur la germination du pollen.

Ces résultats seraient aussi à mettre en relation avec la valeur mâle en croise-

ment des différents génotypes. Existe-t-il des relations entre une bonne aptitude à l'association des deux partenaires *in vitro* et une bonne valeur en croisement *in vivo*?

Nous n'avons étudié ici que le cas d'association entre deux partenaires mais rien ne s'oppose à l'augmentation du nombre de participants à l'association. La comparaison des effets partenaires de plusieurs pollens mis en association est donc possible.

Cette technique d'étude pourrait prendre place au sein d'un schéma de création d'une variété synthétique. En effet, les insectes pollinisateurs apportent sur le stigmate d'une fleur un mélange de pollen prélevé sur différents constituants de la variété. S'il existe une relation entre l'aptitude d'un génotype pollinique à produire des tubes longs en association et le nombre de graines produites les associations les plus avantageuses pourraient être décelées à peu de frais par l'analyse *in vitro*.

Cette méthode a fait l'objet d'autres expériences réalisées par ABDELKEFI (1978). Certaines de ces conclusions confirment les nôtres mais d'autres diffèrent sensiblement. Son travail devrait faire l'objet d'une prochaine publication.

Reçu pour publication en juin 1978.

Summary

In vitro *study of pollen competition in some genotypes of lucerne* (Medicago sativa *L.*)

An interesting, flexible technique allowing to separate in time pollen germination and the measurement of pollen tube length has been worked out. This technique was applied to study *in vitro* pollen competition on lucerne.

After germination on an artificial medium of pollen grains from one or two genotypes, the length of pollen tubes was recorded. The technique allows an individual working of pollen grains by mean of photographs taken through a binocular lens at different stages of growth. The method is easily transposable to other species. In the same way the number of genotypes in competition can be easily increased.

Two independent experiments were analysed according twa competition model. In both cases the general associating ability is highly significant while the differential genotypic effect is not significant. The « producer » and « partner » effects vary in the same way: a genotype exhibiting a good pollen tube growth promotes that of its partner.

Besides, there is no difference between pure cultures and associations: competition between pollen tubes of a given genotype might be of the same kind as competition between pollen tubes of different genotypes.

There might occur interchanges which according to genotypes inhibit or activate pollen tube growth of the same genotype or of the associate one.

Références bibliographiques

ABDELKEFI, 1978. *Valeur pollinique et fertilité femelle à différentes étapes de la reproduction chez la Luzerne*, Medicago sativa L. Thèse Doc. 3e cycle. Univ. Paris XIe, 119 p.

BARNES D. K., CLEVELAND R. W., 1963*a*. Pollen tube growth of diploid alfalfa *in vitro*. *Crop Sci.*, **3**, 291-294.

BARNES D. K., CLEVELAND R. W., 1963*b*. Genetic evidence for nonrandom fertilization in alfalfa as influenced by differential pollen tube growth. *Crop Sci.*, **3**, 295-297.

BARNES D. K. *et al.*, 1972. *In vitro* pollen germination and pollen tube-growth, p. 134-135, in HANSON C. M. *Alfalfa science and technology*. American Society of Agronomy, Madison.

BONCIARELLI F., 1960*a*. Resultati di una prova di controllo di impollinazione su *Medicago sativa* L. *Ricerca Scient.*, **12**, 1978-1989.

BONCIARELLI F., 1960*b*. Su alcuni accogimenti per ridurre il tasso di autogamia nell Erba medica. *Ann. fac. Agrar. Univer. Perugia*, **15**, 157-162.

BREWBAKER J. L., KWACK B. H., 1963. The calcium ion and substances influencing pollen growth, 143-151, in *Pollen physiology and fertilization*, LINSKENS H. F. (Ed.), North Holland Publ. Comp., Amsterdam.

CHALBI N., 1969. *Contribution à l'étude des phénomènes d'interactions biologiques entre génotypes en associations et leur interprétation biométrique*. Thèse Fac. Sci. Paris, 111 p.

DANE F., MELTON B., 1973. Effect of temperature on self- and cross-compatibility and *in vitro* pollen growth characteristics in Alfalfa. *Crop Sci.*, **13**, 587-591.

DATTÉE Y., 1975. *Facteurs génétiques liés à l'auto- et l'interfertilité chez* Medicago sativa. Thèse doct. d'État Univ. Paris VI^{e}, 208 p.

DEMARLY Y., 1953 (Communication personnelle).

DEMARLY Y., 1955. Observations sur la pollinisation de la luzerne (*Medicago sativa* L.). *Conf. Intern. Utilis. énergie atom. à fins pacifiques*, 231-233.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-408.

GALLAIS A., 1970. Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires. *Biométr. Praxim.*, II, 23, 51-80.

MILLER M. K., SCHONHORST M. H., 1968. Pollen growth of alfalfa *in vitro* as influenced by grouping of grains on the medium and greenhouse versus field studies. *Crop Sci.*, **9**, 525-526.

RICE J. S., WANG C. L., GRAY E., 1970. Relationship of pollen and pistil characteristics with self- and cross-compatibility in Alfalfa. *Crop Sci.*, **10**, 59-61.

SAYERS E. R., MURPHY R. P., 1966. Seed set in Alfalfa as related to pollen tube growth, fertilization frequency, and post-fertilization ovule abortion. *Crop Sci*·, **6**, 365-368.

SHIPE E. R. *et al.*, 1971. Influence of excised pistils on *in vitro* growth of Alfalfa pollen. *Crop Sci.*, **11**, 398-399.

VASIL I. K., 1963. Effect of boron on pollen germination and pollen tube growth, in *Pollen physiology and fertilization*, 107-139. LINSKENS H. F. (Ed.), North-Holland Publ. Comp., Amsterdam.

VIENNE (de) D., 1977. *Variabilité et évolution chez* Medicago sativa *L. Apports de l'étude des isoenzymes du pollen*. Thèse Doct. 3^{e} cycle Univ. Paris VI^{e}, 118 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 79-88.

La fente du noyau des pêches. Etude histologique

R. MONET et Y. BASTARD

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I.N.R.A.,
33140 Pont-de-la-Maye

Résumé

Des coupes microscopiques, réalisées périodiquement sur des jeunes pêches avant et pendant la lignification du noyau, montrent que les fractures n'apparaissent qu'au début de la lignification. La comparaison de la croissance d'un fruit d'une variété précoce, sensible à la fente du noyau, à celle d'un fruit d'une variété tardive résistante à ce phénomène, suggère que les différences de comportement seraient liées aux différences dans les rythmes de croissance du mésocarpe au cours de la phase critique du durcissement du noyau.

I. — Introduction

On trouve des noyaux fendus chaque année dans les pêches précoces. Cette anomalie physiologique peut s'accompagner d'une déformation du fruit qui s'élargit anormalement en direction des joues, de fissures pédonculaires favorisant les monilioses et la nidation des forficules.

Ces désagréments sont sérieux pour le producteur qui perd une partie de sa récolte et pour le consommateur qui ne peut apprécier de tels fruits.

Les études qui ont été engagées sur ce sujet sont peu nombreuses. MIKI (1932) pense que le noyau, en se lignifiant, se contracte; cela provoquerait des tensions internes à l'origine des ruptures. RAGLAND (1934) étudie le développement de la fleur et du fruit du Pêcher; il émet l'hypothèse que les cellules de la chair, dans leur élongation radiale, exercent des tractions sur le noyau qui, devenu rigide, se brise.

D'autres auteurs se sont efforcés de voir si certains facteurs culturaux étaient susceptibles de favoriser l'anomalie. DAVIS (1933) a montré que les fruits gros obtenus par un éclaircissage sévère, sont le plus souvent atteints. CLAYPOL, URIU et LASKER (1972) ont étudié l'effet de l'irrigation, de l'éclaircissage et de la fumure azotée. Ces trois facteurs sont en corrélation positive avec la fente du noyau lors-

qu'ils ont pour effet d'augmenter la taille du fruit; cependant leur manipulation ne permet pas un contrôle satisfaisant de l'anomalie. Enfin, WOODBRIDGE (1978) n'a pas obtenu d'effets sur la fréquence des noyaux fendus par des apports modulés de calcium et de bore.

Finalement on constate que la description du phénomène a été très négligée notamment au point de vue histologique. Il nous a paru important de la reprendre en détail et de mettre en relief ce qui distingue, dans le développement du fruit, une variété précoce d'une variété tardive, la première étant sensible à la fente du noyau, la deuxième ne l'étant pas.

II. — Matériel et méthodes

Les observations que nous présentons ci-dessous ont été réalisées sur les fruits de deux variétés de nectarines. La variété précoce « Mayred » mûrit ses fruits aux environs du 20 juin : elle est sensible à la fente du noyau; la variété tardive « Philp » mûrit ses fruits aux environs du 10 août : elle n'a pas de noyaux fendus. Les fruits ont été prélevés sur des arbres qui avaient 8 ans.

Nous avons choisi des nectarines pour faciliter l'étude histologique, en effet les poils épidermiques des pêches sont un obstacle à la pénétration de la paraffine; l'utilisation de fruits à peau lisse évite cet inconvénient.

Pour les études histologiques, les prélèvements de fruits ont été réalisés une fois par semaine depuis la nouaison (fruits entre 8 et 10 mm) jusqu'aux approches de la lignification du noyau; pendant la lignification il y a eu deux prélèvements par semaine. Ces fruits ont été fixés au F.A.A. (formol 5 p. 100, alcool éthylique absolu 90 p. 100, acide acétique pur 5 p. 100). Après inclusion à la paraffine, des coupes en série de 7 μ d'épaisseur ont été réalisées au microtome. Ces coupes ont été colorées à la safranine vert lumière.

Parallèlement à cette étude histologique, afin de situer la lignification du noyau par rapport aux stades de développement du fruit, nous avons établi les courbes de croissance de fruits restés sur l'arbre. Sur ces fruits, repérés préalablement, on mesurait une fois par semaine au pied à coulisse le diamètre pris entre les joues, le diamètre pris à la suture et la distance entre la cavité pédonculaire et la pointe pistillaire. Pour alléger notre graphique, nous ne donnerons de ces courbes de croissance que celle qui correspond à la distance entre les joues.

III. — Résultats

A. — *Aspect histologique*

Il faut rappeler qu'une pêche a pour origine le développement des parois de l'ovaire de la fleur. La couche cellulaire externe donne l'épiderme du fruit (épicarpe), les couches moyennes donnent la partie charnue (mésocarpe), enfin les couches internes donnent le noyau (endocarpe) (fig. 1).

La paroi de l'ovaire est constituée par un carpelle unique qui se replie pour former la cavité ovarienne et se soude suivant une ligne nettement apparente à l'extérieur, le long du pistil et de l'ovaire. Sur les bords intérieurs de la suture,

dans la cavité ovarienne se développent deux ovules, l'un d'entre eux avorte en général.

La ligne de suture est intéressante en ce sens qu'elle est nettement visible dans le noyau et qu'elle a été considérée par certains auteurs comme une zone fragile. Par conséquent, nous avons réalisé la plupart de nos microphotos au voisinage de celle-ci sur des coupes transversales selon le niveau AB (fig. 1) passant par la zone placentaire. Nous verrons sur ces microphotos : la ligne de suture carpellaire, les tissus environnant le noyau, la base de l'insertion des graines sur le noyau (encadré de la fig. 1). Nous appellerons zone ventrale du noyau celle qui contient la suture et zone dorsale celle qui est diamétralement opposée.

La figure 2 montre l'aspect des tissus de la variété « Mayred » au prélèvement du 17 mai 1978. On distingue bien sur la coupe la ligne de suture, les tissus du

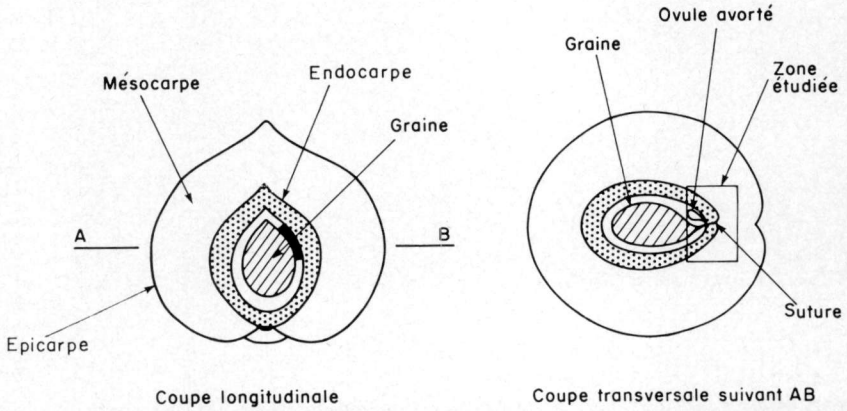

FIG. 1. — A gauche : *coupe longitudinale schématique d'une pêche*; à droite : *coupe transversale passant par la zone placentaire. La partie encadrée a fait l'objet de la plupart des microphotos.*

noyau et du mésocarpe. Les cellules du noyau sont polygonales, légèrement plus petites que celles du mésocarpe; il n'y a pas de fissures dans le noyau.

Les figures 3 et 4 appartiennent à des fruits de la variété « Philp » prélevés le 17 mai 1978. Elles permettent de voir en détail : la suture du noyau (fig. 3) et les cellules du noyau au voisinage de celle-ci (fig. 4). Les cellules de la suture ont une paroi intensément chromophile; tout comme celles du noyau, ces cellules sont fonctionnelles et présentent un cytoplasme et un noyau.

On ne peut pas déceler sur les coupes du prélèvement du 17 mai 1978 des différences susceptibles de caractériser l'une ou l'autre des variétés. Il n'y aura pas non plus de changements significatifs au cours des prélèvements des 24 et 31 mai 1978; seules les dimensions des cellules se seront accrues.

Il faut attendre le prélèvement du 7 juin 1978 pour observer d'importantes modifications dans les noyaux de la variété « Mayred »; à cette date apparaissent les premières fissures du noyau alors que la lignification commence.

La figure 5 présente un noyau fissuré, la fissure est située dans cette coupe transversale sur la partie dorsale du noyau. Dans d'autres cas, elle s'amorce au voisinage de la suture en zone ventrale. La suture est cependant toujours préservée. La position des fissures suppose que les forces qui les provoquent agissent dans le sens des joues du fruit perpendiculairement au plan passant par la suture.

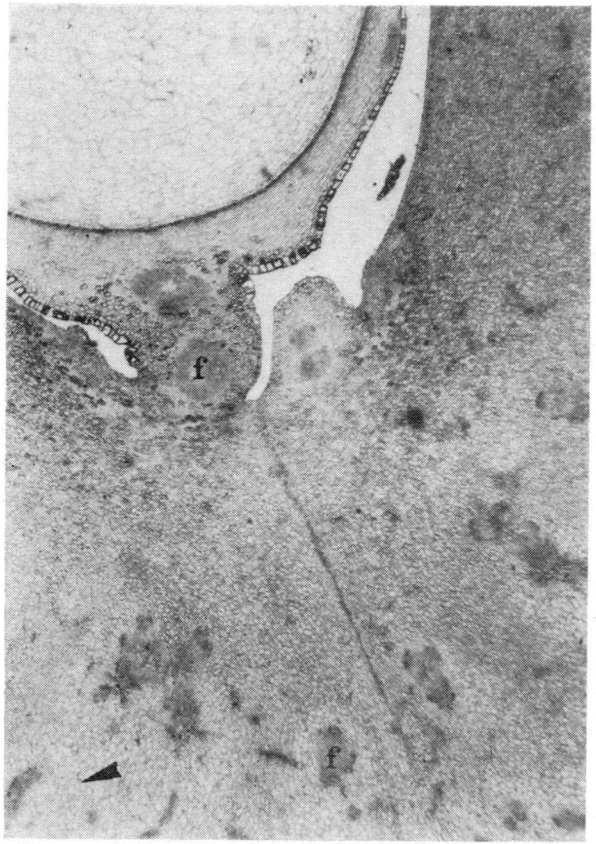

FIG. 2.

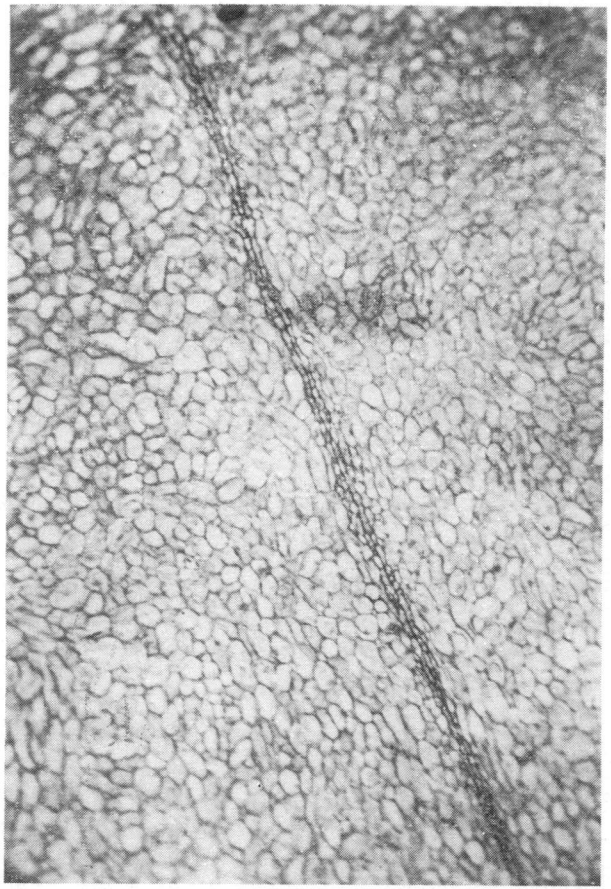

FIG. 3.

FIG. 2. — *Coupe transversale au voisinage de la suture du noyau d'un fruit de la variété « Mayred » prélevé le 17 mai 1978. Les tissus ne présentent aucune anomalie, la suture est bien individualisée. La flèche indique une zone cellulaire appartenant au mésocarpe (cellules plus grosses), on notera aussi la présence des faisceaux (f) libéro-ligneux (X 30).*

FIG. 3. — *Aspect de la ligne de suture d'un noyau de la variété « Philp » prélevé le 17 mai 1978. Les cellules de la suture sont plus petites et plus chromophiles que celles des autres cellules du noyau (X 100).*

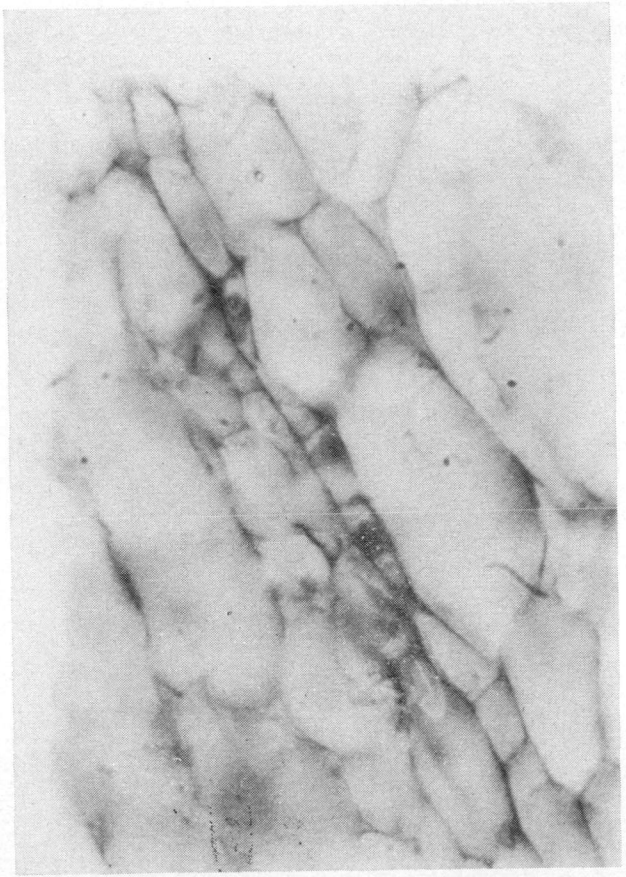

FIG. 4.

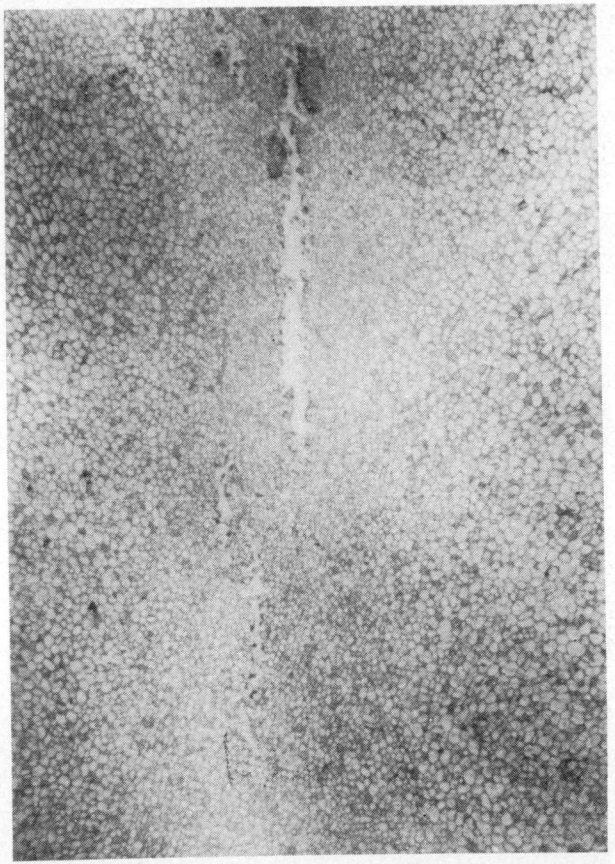

FIG. 5.

FIG. 4. — *Microphoto à fort grossissement (X 1 000) de cellules de la suture et de cellules voisines d'un noyau appartenant à la variété « Philp » prélevée le 17 mai 1978. On observe dans quelques cellules les noyaux avec leurs nucléoles.*

FIG. 5. — *Zone dorsale d'un noyau de la variété « Mayred » prélevée le 7 juin 1978 présentant un début de fissuration (X 30).*

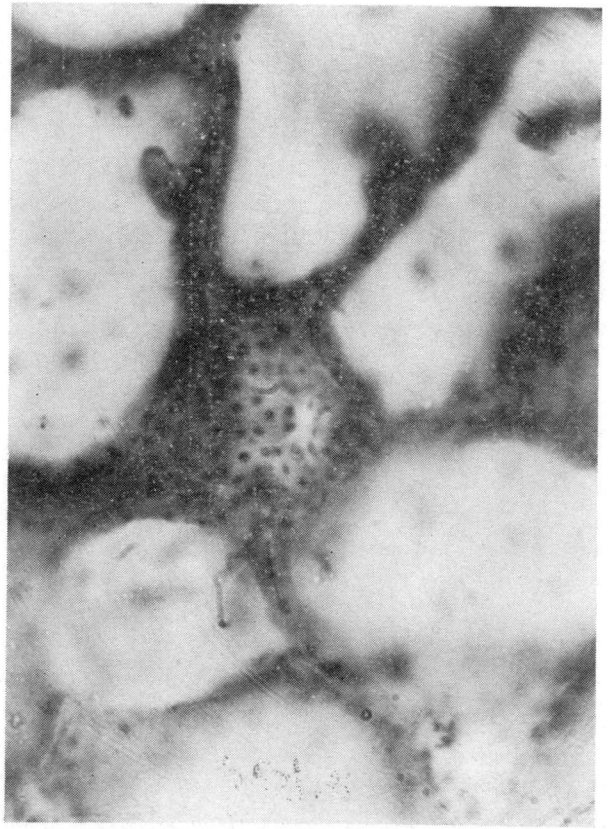

FIG. 6.

FIG. 7.

FIG. 6. — *Aspect de cellules en début de lignification d'un noyau de la variété « Mayred » prélevé le 7 juin 1978. On note les pores de communication intercellulaire qui donnent un aspect de crible aux cellules (X 1 000).*

FIG. 7. — *Fissures d'un noyau de la variété « Mayred » prélevé le 12 juin 1978. Les fissures sont ici au voisinage de la suture qui est toutefois préservée (X 30).*

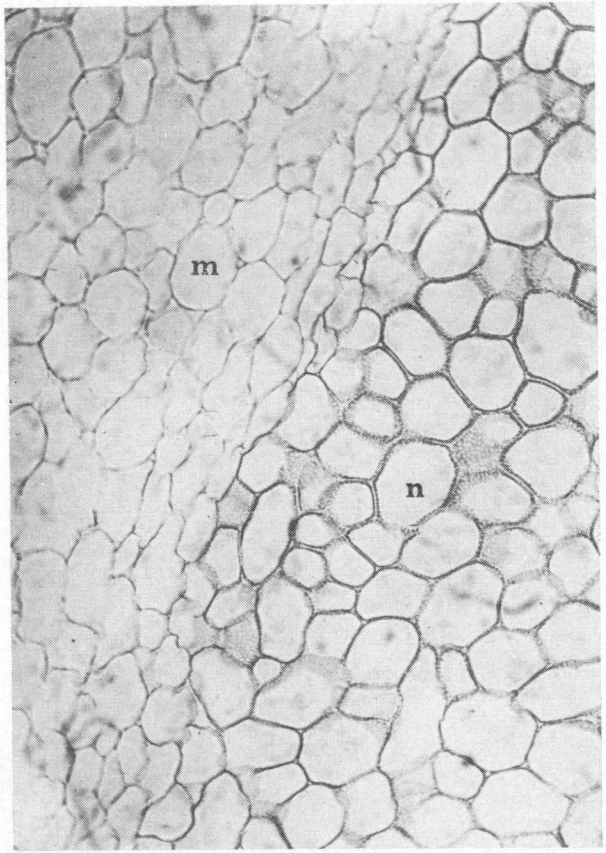

FIG. 8.

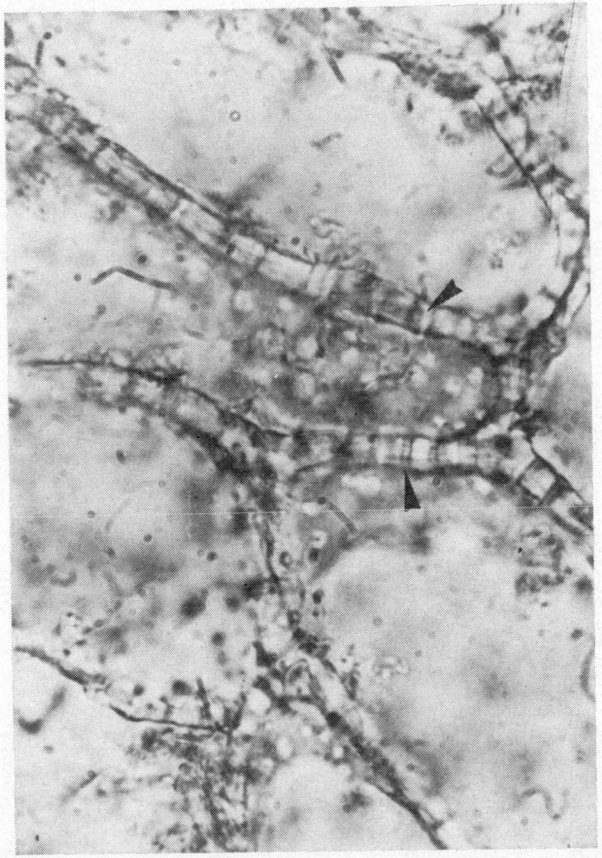

FIG. 9.

FIG. 8. — *Aspect de la zone limite entre le mésocarpe (m) et le noyau (n). Les cellules du noyau plus petites ont un aspect de crible, celles du mésocarpe sont grosses et vides. Prélèvement réalisé le 12 juin 1978 sur « Mayred » (X 500).*

FIG. 9. — *Autre aspect de cellules lignifiées d'un noyau de la variété « Mayred » prélevé le 12 juin 1978 mettant bien en évidence (flèches) la continuité des pores cellulaires (X 1 000).*

En même temps qu'apparaissent les fissures, on constate que les cellules du noyau de la variété « Mayred » ont commencé leur lignification. Ceci se traduit par un épaississement de la paroi cellulaire qui devient opaque à la lumière alors que sont préservés des pores de communication intercellulaire qui donnent aux cellules un aspect de crible (fig. 6). Un test au phluoroglucinol en vue de déceler la lignine est alors positif.

Au cours du même prélèvement, les noyaux de la variété « Philp » ne présentent encore aucune de ces modifications.

Le 12 juin 1978, les fissures chez « Mayred » se sont notablement élargies (fig. 7) alors que la lignification a beaucoup progressé. Les limites entre le noyau et les tissus du mésocarpe sont devenues très nettes (fig. 8). Le noyau s'est transformé en un réseau de cellules criblées alors que les cellules de la chair sont occupées par une énorme vacuole.

A fort grossissement (fig. 9) on voit nettement les pores de communication intercellulaires dans les parois des cellules du noyau.

L'aspect typique d'un début de lignification chez la variété « Philp » apparaît plus tardivement, au prélèvement du 14 juin 1978. Les cellules du noyau subiront les mêmes transformations que celles qui ont été décrites pour « Mayred » mais les noyaux ne présentent jamais de fractures.

B. — *Caractères de la croissance du fruit*

La figure 10 présente les courbes de croissance d'un fruit de chacune des variétés. Ces courbes sont manifestement différentes l'une de l'autre. Chez la variété précoce « Mayred » le palier intermédiaire est presque inexistant, la vitesse

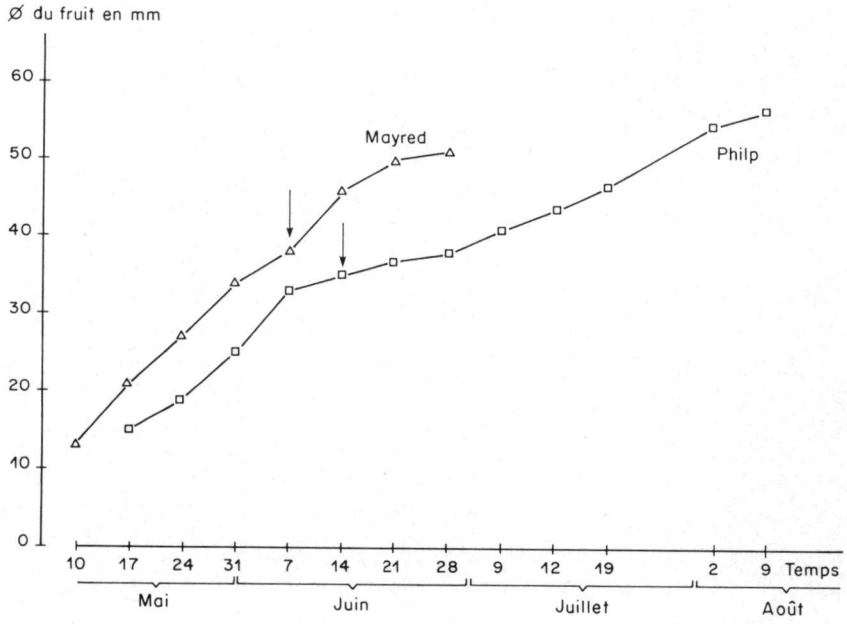

FIG. 10. — *Courbes de croissance d'un fruit de la variété « Mayred » et d'un fruit de la variété « Philp ». Les flèches situent le début de la lignification du noyau.*

de croissance du mésocarpe demeure toujours élevée. Chez la variété « Philp », le palier de croissance est bien accusé (du 7 au 28 juin 1978) la vitesse de croissance du mésocarpe, peu différente de « Mayred » avant le palier, est beaucoup plus faible après ce palier.

IV. — Discussion et conclusion

L'étude histologique que nous venons de présenter montre sans ambiguïté que la fente du noyau est associée à la lignification. Il ne nous semble pas cependant que cette lignification se fasse avec une contraction des tissus qui pourrait entraîner leur rupture comme l'avait suggéré MIKI. On ne voit pas d'ailleurs pourquoi ces contractions n'affecteraient pas aussi les variétés tardives dont le processus de lignification semble le même que celui des variétés précoces.

L'hypothèse de RAGLAND nous paraît plus sérieuse à considérer. La lignification fait perdre au noyau son élasticité. Tant que la lignification n'est pas complète, le noyau n'est plus assez souple pour modifier sa forme, ni assez résistant, pour s'opposer à des forces qui tendent à le disloquer. Le problème est de savoir quelle est l'origine de ces forces. On peut penser qu'elles proviennent en effet de l'élongation radiale des cellules du mésocarpe. Nous avons vu que si les fractures ne passent pas par la suture, elles se font dans un plan parallèle à celle-ci donc perpendiculaire à la direction de croissance des joues.

D'autre part la courbe de croissance des fruits d'une variété précoce montre qu'au cours de la lignification du noyau cette croissance se ralentit très peu alors qu'elle est très faible pour une variété tardive. S'il y a des forces qui se créent au moment de l'élongation des cellules du mésocarpe elles sont très fortes chez la variété précoce et faibles ou nulles chez la variété tardive. On peut toutefois se demander si dans un organe sphérique les forces qui pourraient apparaître en direction radiale du fait de l'élongation cellulaire ne s'annulent pas. Une expérimentation nouvelle est nécessaire pour confirmer cette interprétation.

L'étude histologique que nous venons de réaliser montre que la fente du noyau est un phénomène relativement bref puisque la période de sensibilité de tous les noyaux d'un arbre n'excède pas une semaine. Cela risque de rendre difficile toute action préventive, dans la mesure où la localisation de la période critique laissera peu de temps pour intervenir. Le mode d'intervention pourrait être l'application d'un retardateur de croissance à effet bref qui, ralentissant la croissance du mésocarpe donnerait au noyau le temps de durcir.

Reçu pour publication en novembre 1978.

Summary

Split pit of peaches
Histological study

We have compared the histological development of the pit of an early variety susceptible to split pit with a late variety which is resistant. The histological study begins at the end of flowering and lasts until end of lignification.

There is no anatomical differences in the development of pit between an early and a late variety.

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 89-96.

Influence de la température sur la fertilité mâle et femelle de Luzerne : témoins, mâle-stériles et « mainteneurs »

F. BLONDON, B. CAMBIER*, Y. DATTÉE** et P. GUY***

Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S., 91190 Gif-sur-Yvette
**Ets Cambier, Auchy, 59310 Orchies*
***École normale supérieure, 46, rue d'Ulm, 75005 Paris*
****Station d'Amélioration de plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan*

Résumé

Il a été entrepris une analyse de la fertilité mâle et femelle suivant la température chez 9 clones de Luzerne (4 mâle-stériles, 3 mainteneurs, 2 témoins). L'action de trois températures constantes (17°, 22° et 27 °C) à 70 p. 100 d'humidité relative a été étudiée en 16 heures d'éclairement quotidien.

Les résultats obtenus montrent que plus la température est élevée plus la fertilité pollinique est forte. Ainsi celle-ci est en moyenne deux fois plus importante à 27° qu'à 17 °C. Cependant les différences entre génotypes sont considérables en valeur absolue. La fertilité des clones mâles stériles reste très faible de 1 p. 100 (à 17°) à 1,9 p. 100 (27 °C) et un clone *Medicago sativa* type *media* est insensible à la température. Le nombre d'ovules fécondés par ovaire à 3 jours augmente de 4,7 à 6,3 lorsque la température croît de 17° à 27 °C; il en est de même du nombre de graines par gousse qui augmente de 3,3 à 3,5.

La température s'est révélée un facteur très important de la fertilité de *Medicago sativa* par les effets génétiques et les interactions génotype × température.

Introduction

Les effets de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de différents types de *Medicago sativa* L. sont étudiés au Phytotron de Gif-sur-Yvette depuis 1968. D'après Guy *et al.* (1971), l'optimum de température pour la croissance est de 24 °C; cette croissance est environ deux fois plus faible quand la température est abaissée de 24° à 17 °C.

Plus la température est élevée, plus la précocité est grande. Dans les conditions expérimentales réalisées, l'optimum thermique est de 27 °C; le temps nécessaire à la mise à fleur est augmenté d'un tiers quand la température est abaissée de 27° à 22 °C.

En revanche, le nombre de fleurs par inflorescence diminue de 10 à 5 lorsque la température est augmentée de 22 à 27 °C.

D'après BLONDON et GUY (1974), l'optimum de température pour la rapidité de maturation des graines est d'environ 30 °C; l'intervalle de temps compris entre la pollinisation et la récolte de graines mûres (graines aptes à la conservation et dont la faculté germinative est supérieure à 90 p. 100) est en effet augmenté d'environ 4 jours si la température de maturation des graines est abaissée de 27 à 22 °C.

Les programmes de création de variétés hybrides F_1 de *Medicago sativa* L. rendaient intéressante l'étude de l'influence de la température sur la fertilité mâle et femelle de cette espèce chez laquelle JELINOWSKA (1970) et STAZEWSKI (1977) avaient déjà signalé l'existence d'interactions température × génotype pour la fertilité pollinique *in vitro*.

Matériel et conditions expérimentales

a) *Matériel.* Le choix du matériel végétal résulte des difficultés présentées pour l'obtention de semences hybrides en utilisant la stérilité mâle cytoplasmique. Les clones ont été choisis parmi ceux étudiés antérieurement à l'E.N.S. (Paris) et à l'I.N.R.A. (Lusignan).

Ces clones, de fertilité très variée, comprenaient :

— 4 clones mâle-stériles de trois origines historiques indépendantes :

- 2 types à cytoplasme d'origine nord-américaine : C-21-4 et MS 11 isolés par VARGA (1970) à Lusignan et par les établissements DESPREZ.
- 1 type à cytoplasme d'origine russe, isolé à Lusignan dans du matériel d'Odessa : MS R 12.
- 1 type à cytoplasme d'origine flamande, isolé à Lusignan : Lu 18.

— 3 clones mainteneurs :

- 2 types d'origine flamande : A_{11} et $A_{11} \times F_{11}$ (1).
- 1 type *M. media* : intermédiaire entre *M. sativa* et *falcata* d'origine germano-hongroise : 1 552.

— 2 clones normaux de type flamand, tirés de la variété « Europe » : ES_1 et ES_4.

Les boutures d'un même clone présentaient une grande hétérogénéité d'âge et d'état physiologique. Pour pallier cette difficulté, les boutures de chaque clone furent taillées avant la mise en condition et réparties en 6 lots aussi comparables que possible (lot de 3 ou 4 boutures par traitement). Ce faible nombre de boutures d'un même clone par lot n'exclut pas l'intervention d'un facteur non contrôlé dans la comparaison des 9 génotypes.

b) *Traitements.* Les expériences furent réalisées au Phytotron de Gif-sur-Yvette au printemps 1977 (CAMBIER, 1977). Les 9 clones furent répartis chacun en 6 lots correspondant à 6 traitements différents :

— 3 températures constantes 17°, 22° et 27 °C sous 2 valeurs d'éclairement :

- éclairement artificiel constant d'environ 15 000 lux,
- éclairement naturel, variable, complémenté par de la lumière artificielle.

Les autres conditions du milieu sont constantes : photopériode de 16 h : humidité relative de 70 p. 100 sauf pour la salle en éclairage naturel à 27 °C où l'humidité est de 50 p. 100; arrosage avec la solution nutritive du Phytotron (BLONDON et CHOUARD, 1965).

Nous présentons dans cet article les résultats obtenus concernant l'effet de la température sans distinguer généralement les deux types d'éclairement. En effet, pour la plupart des caractères, les interactions éclairement × température ou éclairement × génotype sont faibles bien que parfois significatives. Par contre, les intiractions sont importantes pour le caractère : nombre d'ovules par ovaire; nous donnerons donc le détail des résultats.

Résultats

A. — *Précocité*

Nous avons confirmé les résultats antérieurs, c'est-à-dire une plus grande précocité aux températures élevées (tabl. 1). Cependant, les différences entre génotypes sont très grandes puisqu'en moyenne, dans les diverses conditions, MS_{11} a fleuri en 23 jours; Lu 18, $A_{11} \times F_{11}$ (1), I 552 et C 21-4 ont fleuri entre le 28e et le 30e jour; ES_4 a fleuri en 35 jours; A_{11}, ES_1 et MS R_{12} entre le 40e et le 44e jour (CAMBIER, 1977).

TABLEAU I

Nombre de jours nécessaires à la mise à fleurs de 60 p. 100 des boutures (tous génotypes confondus) *suivant la température*

Température °C	27	22	17
Nombre de jours pour la mise à fleurs	36	37	54,5

B. — *Fertilité pollinique*

Elle est mesurée à l'aide de la double coloration « Alexander » (ALEXANDER, 1969). Si la fertilité pollinique est en moyenne 2 fois plus importante à 27 °C qu'à 17 °C (une température élevée, 27 °C, accroît considérablement la fertilité pollinique des plantes à fertilité moyenne), l'effet de la température est par contre quasi nul, en valeur absolue, pour les plantes mâle-stériles et assez faible pour des plantes très fertiles (ES_4) (tabl. 2).

Les différences entre les génotypes sont considérables, même en excluant les mâle-stériles. Les fertilités moyennes de ES_1, A_{11}, I 552, $A_{11} \times F_{11}$ (1), ES_4 sont respectivement de 27, 29, 39, 44 et 71 p. 100. Les mainteneurs ne sont pas significativement différents des témoins. Il est étonnant de constater une telle ampleur de variation pour la fertilité pollinique entre les deux témoins (ES_1 et ES_4) issus de la variété « Europe », réputée pour sa productivité en graines.

TABLEAU 2

Influence de la température sur la fertilité pollinique de mâle-stériles, de mainteneurs et de témoins chez Medicago sativa (la fertilité pollinique est mesurée en pourcentage de coloration du pollen par la méthode Alexander).

	Clones \ Températures	27 °C	22 °C	17 °C	$\overline{X}$
Mâle-stériles	Lu 18	2,75	0,50	0,17	1,14
	C 21-4	1,50	0,17	0	0,56
	MS_{11}	1,75	2,84	1,25	1,95
	MSR_{12}	1,42	0,67	2,38	1,49
	$\overline{X}ms$	1,86	1,05	0,95	1,29
Mainteneurs	A_{11}	35,80	31,75	20,0	29,20
	$A_{11} \times F_{11}(1)$	60,84	43,09	27,83	43,92
	1552	37,08	41,17	38,08	38,78
	$\overline{X}$ mainteneurs	44,57	38,67	28,64	37,30
Témoins	ES_1	45,34	28,34	6,09	26,59
	ES_4	82,00	70,75	60,92	71,22
	$\overline{X}$ témoins	63,67	49,55	33,51	48,91
	$\overline{X}$ générale	29,83	24,36	17,41	

En plus des effets températures et génotypes, il subsiste pour les groupes mainteneurs et témoins une interaction génotype × température : à l'exception du clone ES_4 très fertile, et parmi les génotypes de fertilité moyenne seul le clone 1 552 de *Medicago media*, d'origine germano-hongroise est pratiquement insensible à la température (tabl. 2). Cette observation rejoint certaines remarques de JELINOWSKA (1970) qui considère la fertilité pollinique plus stable chez *M. falcata* que chez *M. sativa* s.s. Ce pourrait être une adaptation sélective aux médiocres conditions climatiques de l'Europe centrale. Les luzernes allemandes ont d'ailleurs en France la réputation d'avoir une bonne productivité grainière.

C. — *Nombre d'ovules par ovaire*

Les ovules sont dénombrés après dissection de fleurs vierges. L'effet de la température sur le nombre d'ovules par ovaire, bien que statistiquement très significatif est biologiquement faible. Nous trouvons en moyenne respectivement 10,5, 10,1 et 9,8 ovules par ovaire pour 17, 22 et 27 °C (le clone Lu 18 est exclu de la moyenne). Le nombre d'ovules par ovaire décroît donc lorsque la température augmente, tout clone et tout type d'éclairement confondus.

Les différences entre génotypes sont très significatives mais assez faibles.

TABLEAU 3

Influence de la température et de la nature de l'éclairement sur le nombre moyen d'ovules par ovaire de différents clones de Luzerne : mâle-stériles, mainteneurs et témoins (la durée de l'éclairement qu'il soit naturel complémenté ou entièrement artificiel est de 16 h par 24 h).

	Éclairement		Artificiel				Naturel complémenté				
	Température (°C)		27°	22°	17°	$\overline{X}$	27°	22°	17°	$\overline{X}$	$\overline{X}_G$
Mâle-stériles	Clones	Lu 18. .	9,43	10,67	11,20	10,43	9,63	8,97	—	—	—
		C_{21-4} . .	9,80	9,80	9,77	9,79	9,76	9,67	9,30	9,58	9,68
		MS_{11} . .	9,40	10,03	10,16	9,86	9,63	9,90	10,80	10,11	9,99
		MSR_{12} .	9,17	9,53	9,83	9,51	11,20	11,17	12,30	11,55	10,53
Mainteneurs	Clones	A_{11} . . .	9,13	9,60	10,03	9,59	9,57	9,86	10,53	9,99	9,79
		$A_{11} \times F_{11}$ (1)	9,46	9,70	10,13	9,76	9,83	10,00	10,37	10,07	9,92
		1 552 . .	9,87	10,97	12,07	10,97	10,47	11,17	12,13	11,26	11,11
Témoins	Clones	ES_1 . .	9,07	9,63	9,77	9,49	9,50	9,63	10,13	9,75	9,62
		ES_4 . .	10,57	10,80	10,33	10,57	10,63	10,43	9,90	10,32	10,44
Moyenne générale (tout clone confondu)		$\overline{X}$ . . .	9,54	10,08	10,37	10,00	10,02	10,09	(10,68)	(10,26)	

Il n'y a aucune différence systématique entre mâle-stériles, témoins et mainteneurs (tabl. 3).

L'interaction génotype × température est statistiquement très significative mais toutefois inférieure aux effets génotype ou température. ES_4 et C 21-4 ont un comportement différent puisque leur nombre d'ovules par ovaire tend à augmenter avec la température alors qu'il diminue nettement chez tous les autres génotypes. L'interaction forte entre le génotype et l'éclairement peut s'expliquer par le comportement particulier de MSR_{12} qui présente un nombre d'ovules par ovaire plus élevé en éclairement naturel qu'artificiel. Ces réactions différentes des génotypes à la température et à l'éclairement pourraient expliquer des interactions génotype × milieu déjà observées (DEBRAND, 1976).

D. — *Nombre d'ovules fécondés par ovaire, nombre de graines par gousse et nombre de graines par fleur*

Pour des raisons de surface disponible au Phytotron et de temps de travail nous avons uniquement testé la fertilité femelle des 4 mâle-stériles et du témoin fertile ES_1, tandis que le second témoin ES_4 et le mainteneur $A_{11} \times F_{11}$ (1) servaient

de pollinisateurs en raison de leur bonne fertilité pollinique et de leur importante production de fleurs.

L'effet de la température sur le nombre moyen d'ovules fécondés par ovaire est très élevé. On observe une augmentation de 4,66 (17 °C) à 5,49 (22 °C) et 6,30 (27 °C) en moyenne les clones C 21-4, MS_{11} et ES_1 étant confondus. Les autres clones ont été éliminés du calcul de la moyenne en raison des données incomplètes (CAMBIER, 1977).

Pour ces mêmes génotypes, les nombres moyens d'ovules fécondés par fleur déclenchée varient de 3,95 (17 °C) à 4,70 (22 °C) et 5,31 (27 °C) (CAMBIER, 1977).

Nos résultats sont très incomplets pour le nombre de graines par gousse et pour le nombre de graines par fleur déclenchée. Néanmoins l'effet de la température paraît atténué comme s'il y avait compensation : y a-t-il compétition nutritionnelle au sein d'un même ovaire?

En moyenne, sur l'ensemble des températures, il est apparu des différences importantes et très significatives entre les génotypes pour le nombre d'ovules fécondés par ovaire et pour le nombre de graines par gousse (tabl. 4). Les mâle-stériles C 21-4 et MSR 12 semblent de mauvais producteurs de graines.

TABLEAU 4

Nombre moyen d'ovules fécondés par ovaire et par fleur déclenchée : nombre moyen de graines par gousse et par fleur déclenchée chez un clone témoin et 4 clones mâle-stériles (toutes températures confondues).

		Témoin	Clones mâle-stériles			
		ES_1	Lu 18	MS_{11}	C 21-4	MSR_{12}
Nombre moyen :	d'ovules fécondés par ovaire . . .	7,73	5,85	5,03	4,53	4,02
	d'ovules fécondés par fleur déclenchée	6,95	4,74	4,08	3,61	3,06
	de graines par gousse	4,19	4,71 (*)	3,59	2,58	2,90
	de graines par fleur déclenchée . .	3,43	4,08 (*)	2,94	1,77	2,15

* Données ajustées.

Une interprétation statistique des résultats partiels met en évidence une interaction entre le génotype femelle et la température pour le caractère nombre d'ovules fécondés par ovaire. La sensibilité de ce caractère aux facteurs du milieu incontrôlés ne permet pas de conclure sur le sens biologique de ces interactions (CAMBIER, 1977).

Conclusion

L'action de la température sur la fertilité est complexe car elle joue différemment sur la croissance, sur le développement et sur les paramètres élémentaires de la fertilité mâle et femelle.

Les plantes présentent des différences morphologiques suivant l'éclairement et la température de croissance : ce fait mériterait une étude approfondie.

Nous avons confirmé qu'une température élevée accélère la mise à fleur mais réduit le nombre de fleurs par inflorescence.

D'autre part, nous avons montré que l'effet de la température (17 à 27 °C) entraîne une réduction de la taille des fleurs et une faible diminution du nombre d'ovules par ovaire (6 p. 100). L'augmentation de la température favorise généralement la fertilité pollinique des génotypes (tabl. 2). Malgré cette opposition des effets de la température sur le nombre d'ovules par ovaire et sur la fertilité pollinique, il y a une forte augmentation du nombre d'ovules fécondés par ovaire fertile ou par fleur déclenchée.

Sans avoir pu le mesurer avec précision, nos résultats semblent montrer qu'une température élevée augmente le nombre de graines par gousse, ce qui concorde bien avec les observations agronomiques; en effet, les zones les plus favorables à la production de graines sont chaudes durant la période de floraison et de pollinisation (DELAUDE, 1976).

Les grandes différences observées entre génotypes concernant la fertilité pollinique, le nombre d'ovules fécondés et le nombre de graines par gousse sont en accord avec les travaux de nombreux chercheurs et avec nos études antérieures (DATTÉE, 1975). En revanche, la variabilité génotypique pour la précocité de floraison est surprenante chez *Medicago sativa* : peut-être s'agit-il « d'artefacts » provoqués par un état physiologique différent des boutures des divers clones étudiés avant leur mise en expérience?

L'origine mâle-stérile, témoin ou « mainteneur » ne paraît pas induire de différences dans le nombre d'ovules par ovaire. De même, malgré la grande variabilité génotypique observée, le caractère « mainteneur » ne semble pas induire une baisse de la fertilité pollinique. Plusieurs clones mâle-stériles, dont C 21-4, sont de médiocres producteurs de graines mais la variabilité génétique observée doit permettre une sélection efficace.

Dans ces essais, la température s'est révélée, par ses effets moyens et ses interactions avec les génotypes, un facteur très important de la fertilité de *Medicago sativa*.

Reçu pour publication en juin 1979.

Summary

Influence of temperature on male and female fertilities of Lucerne : control, male-stérile, maintainer plants

9 clones of *Medicago sativa* s.l.
4 ms (A type) : Lu 18, C_{21-4}, Ms_{11}, Ms R_{12}.
3 maintainers (B type) : A_{11}, $A_{11} \times F_{11}$ (1), 1552.
3 controls (C type) : ES_1, ES_4
were studied at the Phytotron (Gif-sur-Yvette) under temperatures of 17, 22 and 27 °C and 16 hour day-length.

On the average, pollen fertility doubles from 17 to 27 °C, but the effect on male sterile clones is very low (table 2) and the clone *Medicago media* 1552 proved to be indifferent to temperature. This bears out the genotype × temperature interactions recorded by A. JELINOWSKA and Z. STAZEWSKI. The number of ovules per ovary does not vary very much i.e. from 9 to 12

(whatever the environment and the genotype). Nevertheless the genotype × environment interaction is significant (table 3).

The number of fertilized ovules per ovary and the number of seeds per pod show a great genetic variability (table 4) but there is no difference between ms, maintainer and control group.

Temperature is a very important factor of fertility in *Medicago sativa*. There is a great genetic variability allowing selection whatever the cytoplasm studied.

Références bibliographiques

ALEXANDER M. P., 1969. Differential staining of aborted and non aborted pollen. *Stain Technol.*, **44**, 117-122.

BLONDON F., CHOUARD P., 1965. Facteurs externes capables de provoquer la floraison du *Dactylis glomerata* L. Action de la température. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, série D, **260**, 6966-6969.

BLONDON F., GUY P., 1974. Contribution à l'étude de la production de graines de Luzerne en conditions artificielles en vue d'accélérer les générations. *Ann. Amélior. Plantes*, **24**, 209-213.

CAMBIER B., 1977. *Sur quelques aspects de l'influence du milieu sur l'expression mâle et femelle de luzernes à cytoplasme mâle-stérile.* Rapport I.N.A., Paris Grignon, C.N.R.S., Gif, 114 p.

DATTÉE Y., 1975. *Facteurs génétiques liés à l'auto et à l'interfertilité chez* Medicago sativa. Thèse Doc. État, Paris VI, 208 p.

DEBRAND, M. 1976. *Étude comparée de la fertilité femelle de mâle-stérile en croisement avec des mainteneurs et des pollinisateurs témoins chez la Luzerne.* D.A.A., E.N.S.A., Rennes, 65 p.

DELAUDE A., 1976. *Enquête sur la production des semences de Luzerne dans le Tarn.* Étude F.N.A.M.S.-I.T.C.F.-G.N.I.S., 75 p.

GUY P., BLONDON F., DURAND J., 1971. Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignés de Luzerne cultivée. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**, 409-422.

JELINOWSKA A., 1970. Influence des facteurs du milieu sur la vitalité du pollen de la Luzerne (Pol.). *Symposium sur la production de semences chez la Luzerne*, Pulawy (Pologne), 113-121.

STAZEWSKI Z., 1977 (Communication personnelle).

VARGA P., 1970. *Quelques caractéristiques de la génétique de la Luzerne. Sélection de la Luzerne. Étude préliminaire de la stérilité mâle de la Luzerne.* Rapport de stage, I.N.R.A., Lusignan, 38 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 97-105.

Production d'été de variétés de Fétuque élevée en fonction des facteurs climatiques

M. NIQUEUX

avec la collaboration technique de J. C. VEZINE

Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Centre de Recherches de Clermont-Ferrand, Domaine de Crouelle, 63100 Clermont-Ferrand

Résumé

La production estivale (juillet, août, septembre) de 5 variétés de Fétuque élevée (*Festuca arundinacea* SCHREB.) a été étudiée à partir des résultats d'essais réalisés à Clermont-Ferrand depuis 15 années.

La production diminue pendant les années sèches d'une façon plus importante pour « Ludion » que pour « Clarine », « Ludelle » ou « Aberystwyth S 170 ». Les causes de cette variation peuvent être recherchées dans une action propre des hautes températures corrélatives des étés secs ou dans des différences d'efficacité des systèmes radiculaires.

Le vieillissement des cultures se traduit par une sensibilité plus grande à la sécheresse, variable suivant les variétés.

Ces observations permettent d'orienter le choix des zones de culture des différentes variétés et fournissent des directives pour augmenter l'efficacité de la sélection et celle d'un réseau d'essai.

La Fétuque élevée (*Festuca arundinacea* SCHREB.) est une graminée fourragère ayant la réputation de conserver une bonne production en été lorsque l'approvisionnement en eau est limité.

Le niveau et la variation de cette production ont pu être étudiés sur 5 cultivars en utilisant les résultats des essais (inscription au Catalogue et essais de sélection) conduits à Clermont-Ferrand depuis une quinzaine d'années.

Cette localité, à climat semi-continental, présente en été un déficit hydrique important, surtout marqué pour les trois mois de juillet, août, septembre. Pour cette période, la pluviométrie est, en moyenne, inférieure à la moitié de l'évapotranspiration maximale.

Pour ces trois mois, l'évapotranspiration maximale (ETM) mesurée sur évapotranspiromètres, cultivés en Luzerne ou en Fétuque élevée, par la Station d'Agronomie de Clermont-Ferrand, a varié, au cours de 16 années entre 1960 et 1977

de 304 à 499 mm (3,5 à 5,4 mm par jour) avec une moyenne de 407 mm (4,4 mm par jour). L'évapotranspiration réelle d'un couvert non irrigué (ETR), calculée à partir des pluies et éventuellement des réserves du sol, présente des variations beaucoup plus importantes : de 68 à 286 mm, avec une moyenne de 195 mm (soit de 0,7 à 3,1 mm par jour, moyenne 2,12). Le rapport ETR /ETM a varié de 0,14 à 0,83. Par ailleurs, il existe une liaison significative ($r = -0{,}65$) entre ETR et ETM : les années les plus sèches pendant les mois d'été ont tendance à être celles à plus forte ETM. On disposait ainsi d'une gamme assez étendue de variations climatiques, susceptibles d'être mises en relation avec les rendements observés.

Ceux-ci comprennent l'ensemble des résultats d'essais, conduits avec une première coupe à montaison (exploitation type « pâture ») ou à épiaison (exploitation type « fauche »), en année d'exploitation A_1 ou A_2 (première ou deuxième année d'exploitation après l'année de semis). La période étudiée (juillet-août-septembre) comprend généralement pour les essais de type fauche la 3^e pousse et une partie de la 2^e et de la 4^e pour l'estimation desquelles on a fait une interpolation linéaire, faute d'une connaissance suffisante de la courbe réelle de production. Pour les essais en pâture, la période couvre la 4^e pousse et une partie de la 3^e et de la 5^e. Ces essais étaient conduits sur terre noire de Limagne en sols profonds, avec une fumure azotée de 120 kg en hiver et de 60 à 80 kg après les coupes.

Pour tenir compte du fait qu'après les coupes l'évapotranspiration de la culture ne reprend sa valeur que progressivement, on a estimé l'évapotranspiration maximale de la culture en soustrayant, pour chaque coupe effectuée, de l'ETM mesurée sur évapotranspiromètre à couvert permanent les valeurs relatives à « l'effet coupe », soit 25 mm pour une coupe faite en juillet, 24 pour une coupe en août, 11 pour une coupe en septembre, valeurs moyennes trouvées à Clermont-Ferrand par ROBELIN (communication personnelle).

Interprétation de la production en fonction des paramètres climatiques

L'étude des relations entre production et disponibilités en eau a conduit à la mise en évidence d'une relation linéaire entre production et eau consommée (ETR), pour une ETM donnée (ROBELIN, 1958). Pour des années différentes, en un même lieu on a pu trouver également une relation linéaire (MERIAUX, 1977). Cependant la production dépend également de la valeur de ETM (ROBELIN, 1969). qui mesure un ensemble de facteurs héliothermiques (rayonnement, température...) agissant sur la croissance de la plante, et une estimation plus correcte, en cas d'ETM variable, met en relation le rapport :

$$p = \frac{\text{Production à ETR}}{\text{Production à ETM}} = \text{indice de production}$$

et le rapport des facteurs climatiques :

$$R = \frac{ETR}{ETM} = \text{indice d'alimentation en eau.}$$

On a alors une régression linéaire, la pente de la droite fournissant une bonne indication de la réponse à l'eau de la culture.

I. — *Analyse des observations en fonction de ETR et ETM*

Dans le cas présent, il n'était pas possible d'établir directement cette relation : nous ne disposions pas d'essais en culture irriguée, la production à ETM n'était pas connue. Nous avons cherché à tenir compte des facteurs ETR et ETM en calculant les régressions partielles par rapport à eux.

Pour les 5 variétés étudiées il existe des corrélations simples significatives entre la production et ces deux facteurs :

Variétés	Nombre années	Nombre essais × Nombre années	ETR et Production	ETM et Production
			r	*r*
« Manade »	10	21	0,67	— 0,45
« S 170 »	16	30	0,77	— 0,75
« Clarine »	9	32	0,76	— 0,57
« Ludion »	9	25	0,70	— 0,72
« Ludelle »	8	23	0,76	— 0,65

— *Variété demi-précoce S 170*

C'est pour cette variété, inscrite au Catalogue français, de 1957 à 1976, que nous possédons le plus grand nombre d'observations : 16 années entre 1960 et 1977.

L'équation de régression entre la production (P) et les facteurs considérés s'écrit :

(1) $P = 72{,}10 + 14{,}09^{**}\ ETR - 12{,}9^{**}\ ETM$

P en $kg.ha^{-1}.\ j^{-1}$ (pour juillet, août, septembre)

ETR.ETM en mm. j^{-1} (moyenne journalière pour la même période)

** : coefficient significatif à $P < 0{,}01$

Fraction de variance expliquée par la régression = 0,73.

La relation (1) peut s'écrire sous la forme :

(1 bis) $P = 72{,}10 - 14{,}09\ (ETM - ETR) + 1{,}14\ ETM$

Le terme (ETR — ETM) mesure l'effet sécheresse, en première approximation. Son action sur le rendement est prépondérante. Les effets autres, mesurés par le terme ETM sont très peu marqués : on peut penser que, dans la limite des variations observées dans le milieu, la variété S 170 est très peu sensible aux facteurs hélio-thermiques.

— *Variétés demi-tardives : « Clarine », « Ludelle », « Ludion »*

Les trois variétés demi-tardives inscrites au Catalogue depuis 1971 ont figuré simultanément dans des essais réalisés à Clermont-Ferrand depuis 1968 ou 1969. On dispose ainsi de résultats sur 9 années pour « Ludion » et « Clarine » (qui figurent dans les mêmes essais), sur 8 années pour « Ludelle ».

« Clarine » est réputée maintenir une production élevée malgré un déficit hydrique d'été, de même « Ludelle ». « Ludion » donne un fort rendement quand l'alimentation en eau est satisfaisante mais sa production souffrirait fortement de la « sécheresse » (GILLET, NIQUEUX, HUGUET, 1976).

Les données obtenues à Clermont-Ferrand conduisent aux relations suivantes :

(2) « Clarine » : $P = 45{,}65 + 13{,}24\ ETR^{**} - 4{,}40\ ETM$
(3) « Ludion » : $P = 96{,}39 + 10{,}73^{*}\ ETR - 17{,}31^{**}\ ETM$
(4) « Ludelle » : $P = 45{,}73 + 10{,}67^{**}\ ETR - 4{,}94\ ETM$

$^{**} : P < 0{,}01, \qquad ^{*} : P < 0{,}05$

Fractions de variances expliquées par la régression :

$0{,}58 \qquad 0{,}66 \qquad 0{,}62$

(2 bis) $P = 45{,}65 - 13{,}24\ (ETM - ETR) + 7{,}53\ ETM$
(3 bis) $P = 96{,}39 - 10{,}73\ (ETM - ETR) - 6{,}58\ ETM$
(4 bis) $P = 45{,}73 - 10{,}67\ (ETM - ETR) + 4{,}72\ ETM$

Les réponses de ces variétés au déficit d'alimentation en eau sont peu différentes entre elles et proches de celles de S 170. Par contre les variétés semblent réagir différemment aux variations d'ETM (fig. 1).

Si on calcule les différences de production entre « Ludion » et « Clarine » ou « Ludelle » pour les années où ces variétés figuraient simultanément dans les essais, on obtient des régressions significatives par rapport à ETM mais non par rapport à ETM — ETR.

Prod. « Ludion » — Prod. « Clarine » $= 27{,}23 - 7{,}61\ ETM$
Prod. « Ludion » — Prod. « Ludelle » $= 42{,}05 - 9{,}30\ ETM$

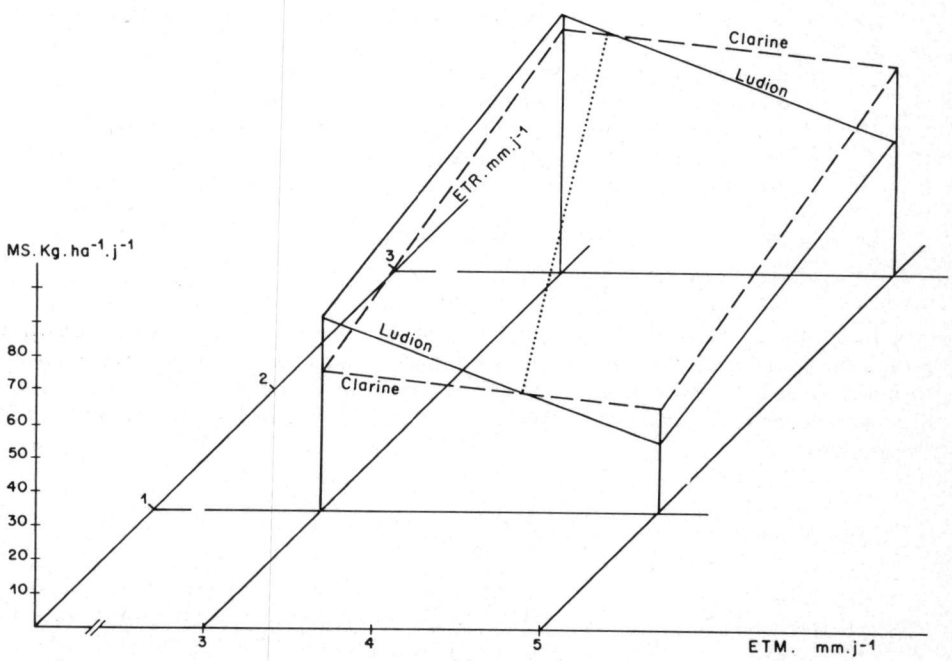

FIG. 1. — *Productions d'été de « Clarine » et de « Ludion » en fonction de ETM et ETR.*

Ainsi la différence entre « Ludion » et « Clarine » ou « Ludelle » apparaît surtout liée à ETM. « Ludion » verrait son rendement diminuer plus que celui de « Clarine » ou « Ludelle » lors des années sèches non en raison d'une plus grande sensibilité au manque d'eau, mais par suite d'une différence de comportement dans les situations climatiques engendrant une forte ETM.

Une hypothèse autre que celle d'une différence de sensibilité aux facteurs thermiques peut être avancée. « Clarine » et « Ludelle » pourraient avoir un système racinaire plus efficace que « Ludion » (profondeur et densité du chevelu). Dans ces conditions « Clarine » et « Ludelle » disposeraient d'une quantité d'eau supérieure, les réserves facilement utilisables du sol se trouvant augmentées (HALLAIRE, 1963) de sorte que pour une valeur de ETM donnée, la valeur réelle de ETM-ETR serait plus faible pour « Clarine » ou « Ludelle » que pour « Ludion ». Les effets de ces différences (dessication plus ou moins rapide du sol, variations dans le déclenchement de la fermeture des stomates de la plante, etc.) s'accentuant d'ailleurs avec l'augmentation d'ETM.

Deux observations sont en faveur de cette hypothèse :

1) Dans un essai en pots profonds, 4 mois après le semis, la répartition des racines (en p. 100 du poids total) était différente suivant les variétés :

Profondeur :	0,20 cm	20-60 cm	60-100 cm
« Clarine »	49,65	24,40	26,15
« Ludion »	71,27	20,59	8,13
« Manade »	62,52	22,18	16,30

Cependant on ne peut pas savoir s'il s'agit seulement d'une vitesse de pénétration différente ou si de telles différences se retrouveraient dans un sol en place sur une culture âgée de plus d'un an.

2) En période de sécheresse l'augmentation au cours de la journée du déficit de saturation hydrique des feuilles est plus rapide et plus élevé chez « Ludion » que chez « Clarine ».

En faveur d'une action directe des facteurs thermiques on peut remarquer que dans les cultures irriguées en zones méridionales à forte ETM, « Ludion » ne maintient pas la supériorité qu'il présente, en absence de sécheresse, aux basses ETM : à Montpellier, sur 10 essais × années « Clarine » est supérieure 9 fois avec une production égale à 114,6 p. 100 de celle de « Ludion ».

— *Variété précoce : « Manade »*

Les corrélations obtenues pour cette variété sont moins élevées que pour les précédentes.

(5) $$P = 61{,}14 + 19{,}56^{**}\ ETR - 11{,}55\ ETM$$

Fraction de variance expliquée : 0,51

Le coefficient affectant ETR, trouvé supérieur à celui des autres variétés n'en est cependant pas significativement différent et mériterait d'être confirmé.

(5 bis) $$-P = 61{,}14 - 19{,}56\ (ETM - ETR) + 8{,}01\ ETM$$

Un comportement de cette variété de même type que celui de « Clarine » ou « Ludelle » est en bonne concordance avec sa production élevée en régions méridionales.

II. — *Influence de l'année d'exploitation*

Dans l'étude précédente on a utilisé indifféremment les résultats des essais en première (A_1) ou deuxième (A_2) année d'exploitation. En fait, une diminution de A_2 par rapport à A_1 est d'observation courante.

En prenant les années où l'on disposait d'essais tout à fait comparables (mêmes sols, même rythme d'exploitation) on a pu établir qu'il existe des corrélations significatives entre le rapport $Pa = \frac{\text{Production en } A_2}{\text{Production en } A_1}$ et l'effet sécheresse mesurée par ETM — ETR :

« S 170 » (8 observations) $Pa = 1{,}19 - 0{,}17$ (ETM — ETR) $(r = -0{,}85)$
« Clarine » $(n = 8)$ $Pa = 1{,}02 - 0{,}10$ (ETM — ETR) $(r = -0{,}77)$
« Ludion » $(n = 7)$ $Pa = 1{,}07 - 0{,}17$ (ETM — ETR) $(r = -0{,}84)$
« Ludelle » $(n = 5)$ $Pa = 1{,}01 - 0{,}10$ (ETM — ETR) $(r = -0{,}95)$

Pour « Manade » on a peu de données, Pa reste voisin de 1.

Ainsi, en deuxième année d'exploitation le rendement apparaît égal ou légèrement supérieur à celui d'une culture en première année lorsque l'approvisionnement en eau est satisfaisant. Ce rendement baisse plus que celui des cultures en A_1 dans les conditions de sécheresse. Cette baisse est plus marquée pour « S 170 » et « Ludion » que pour « Clarine » et « Ludelle » (fig. 2).

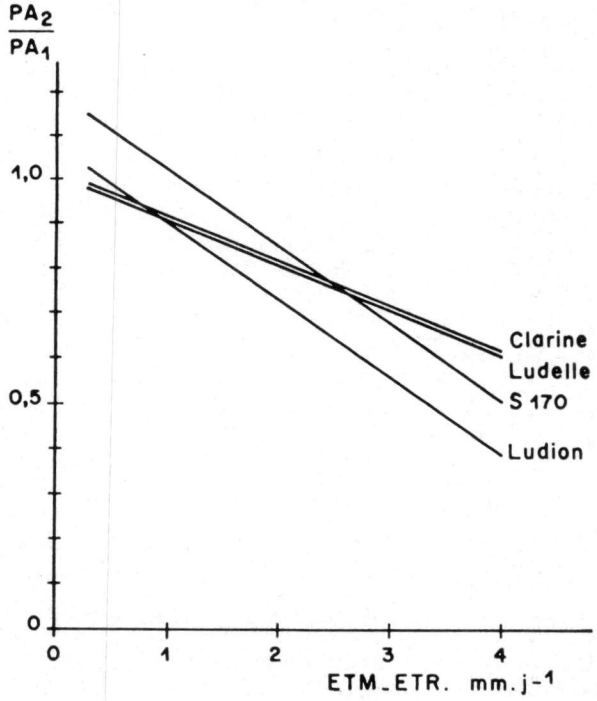

FIG. 2. — *Rapport des productions en A_1 et A_2 en fonction de la sécheresse.*

Le fait que lorsque l'eau n'est pas un facteur limitant, la productivité de la culture ne diminue pas avec l'âge peut paraître en contradiction avec les résultats obtenus par MARTY à Toulouse (MARTY, BOSC, HILAIRE, 1977), qui indique une chute de productivité avec l'âge même dans les cultures irriguées. Il faut préciser que les observations faites à Clermont-Ferrand portent sur des peuplements qui se maintiennent parfaitement réguliers, sans adventices ni manques, ce qui ne peut ne pas être le cas dans d'autres essais.

III. — *Cas d'une sécheresse extrême*

Les résultats de l'année 1978 n'ont pas été pris en compte dans cette étude. Cette année a été caractérisée par une sécheresse exceptionnelle de printemps et de début d'été (4,5 mm de pluie en juin à Clermont-Ferrand). La pluviométrie a repris une valeur normale début juillet (46,2 mm pour le mois) pour devenir supérieure à la moyenne en août et septembre (117 mm). L'observation de la variété S 170 qui figurait dans plusieurs essais a permis de constater que le comportement des cultures a été très différent suivant la position des dates d'exploitation par rapport à la période de sécheresse. Ainsi, un essai coupé pendant la période de sécheresse maximale, le 10 juin, a eu une repousse très faible, même en automne : 15,6 $kg.ha^{-1}j^{-1}$ du 10 juin au 6 octobre. Pour les autres essais, exploités fin mai puis fin juillet et à nouveau fin septembre ou début octobre, la production pour la période de 4 mois juin, juillet, août, septembre a varié de 30 à 50 $kg.ha^{-1}.j^{-1}$. On peut considérer que la pousse a été nulle en juin; on alors, pour les trois mois d'été, une production moyenne de 52 $kg.ha^{-1}j^{-1}$, sur 6 essais, en bonne concordance avec l'estimation donnée par la relation (1) : 50,4 kg. Il semble que l'arrêt total de végétation pendant la période de sécheresse maximum n'a eu que peu d'effet sur la pousse ultérieure, à la condition qu'il ne soit pas intervenu d'exploitation pendant cette période.

Conclusion

Le comportement différent de cultivars de Fétuque élevée vis-à-vis de la « sécheresse » a été mis en évidence. Il serait souhaitable que des essais en milieux contrôlés permettent de déterminer la nature des processus physiologiques entraînant ces différences. On peut cependant tirer des résultats obtenus sur des cultures en conditions naturelles quelques lignes d'action :

1) D'un point de vue relatif à l'exploitation fourragère, on notera la variabilité entre années de la production d'été dans les conditions d'un climat semi-continental comme celui de Clermont-Ferrand.

Dans une année moyenne, on peut compter sur une pousse d'été de l'ordre de 50 kg de M.S. par ha et par jour, mais les variations entre années vont de 1 à 4. Les différences marquées de réaction à la « sécheresse » entre cultivars permettent de réduire légèrement cette variabilité par le choix de types peu sensibles tels « S 170 », « Clarine » ou « Ludelle ». Des variétés de type « Ludion » ne peuvent extérioriser leurs potentialités élevées que dans des zones plus fraîches et seraient à réserver aux régions à climat atlantique. L'influence possible des facteurs thermiques sur ces comportements conduit également à préférer les variétés du premier

type (« Clarine », « Ludelle », « Manade ») pour les cultures irriguées en régions à étés chauds.

Le « vieillissement » des variétés augmentant plus ou moins leur sensibilité à la sécheresse serait également à prendre en considération dans ces choix comme dans la prévision des productions des cultures en place.

Enfin, au point de vue de la conduite de l'exploitation, on retiendra l'effet dépressif sur la pousse ultérieure, d'une coupe effectuée pendant un arrêt de végétation due à la sécheresse.

2) La forte interaction entre génotype et milieu doit inciter à réaliser la sélection dans des milieux bien discriminants. Pour des valeurs moyennes de ETM et ETR, les productions de toutes les variétés sont voisines. Une sélection dans un milieu à ETM élevée et ETR généralement faible, mais susceptible d'être contrôlée par irrigation, permettrait de créer des variétés bien adaptées aux conditions climatiques estivales (forte ETM, fortes températures, déficits en eau importants) qui constituent probablement un facteur limitant de la production dans toutes les régions dont le climat s'éloigne d'un type nettement océanique.

3) Au point de vue jugement des variétés (et en particulier pour l'inscription au Catalogue), l'efficacité des essais serait certainement très augmentée si les lieux étaient définis non plus uniquement géographiquement mais par leurs caractéristiques climatiques. Les productions, au moins pour les coupes végétatives, pourraient être mises en corrélation avec les disponibilités en eau et l'ETM. En chaque lieu une étude des témoins dont les résultats sont connus sur un nombre d'années élevé (un cultivar de Dactyle, un cultivar de Ray grass anglais, un cultivar de Fléole figurent dans les essais d'inscription au Catalogue depuis plus de 20 ans) permettrait d'affecter les résultats d'un facteur local (sols). On comprendrait sans doute mieux ainsi la signification des différences observées et le jugement des variétés y gagnerait en sécurité.

Reçu pour publication en octobre 1978.

Remerciements

Je remercie M. ROBELIN de ses conseils précieux pour l'interprétation des données ainsi que M. GILLET de ses observations judicieuses.

Summary

Summer production of varieties of tall fescue according to climatic factors

The summer production (July, August, September) of 5 tall fescue (*Festuca arundinacev* SCHREB) cultivars was studied at Clermont-Ferrand using the results of 15 years of trials. This location of semi-continental climate gives rise to water deficits which are very variable from year to year.

Summer production varies from 1 to 4. It depends on the water deficiency: the difference between the maximum evapotranspiration of the crop (ETM) and the real evapotranspiration (ETR) determined by the rainfall. Heliothermal factors, measured by the ETM (relations 1 bis-5 bis), are also involved. High ETM values have a depressive effect which varies according to the variety : « S 170 », « Clarine » and « Ludelle » appear quite insensitive, and « Ludion » more sensitive. Differences in root system efficiency may also be involved.

Aging of the crops results in an increase in drought sensitivity which also varies according to the varieties.

These interactions between genotype and environment should be taken into account in choosing the area of varietal cultivation, in breeding and in varietal trials.

Références bibliographiques

GILLET M., NIQUEUX M., HUGUET L., 1978. Comparaison des variétés demi-tardives de Fétuque élevée. *Nouvelles des Fourrages de l'I.N.R.A.* Ed. S.E.I., C.N.R.A., Versailles, Étude n° **63**, 155-163.

HALLAIRE M., 1963. Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement. *Ann. agron.*, **14** (4), 393-428.

MARTY J. R., BOSC Nicole, HILAIRE A., 1977. Production comparée de quelques espèces fourragères en condition irriguée ou non. *Fourrages*, **70**, 91-120.

MERIAUX S., 1977. Principe de conduite de l'irrigation des plantes fourragères. *Fourrages*, **70**, 43-60.

ROBELIN M. et COLLIER D., 1958. Évapotranspiration et rendements culturaux. *C. R. Acad. Sci.*, **254**, 718-720.

ROBELIN M., 1969. L'alimentation en eau des plantes fourragères. *Fourrages*, **38**, 30-40.

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (6), 107-109.

Hérédité du caractère « Grain blanc » chez le Tournesol (*Helianthus annuus*)

P. LECLERCQ

avec la collaboration technique de Jacqueline PHILIPPON

Station d'amélioration des Plantes
Centre de Recherches de Clermont-Ferrand, I.N.R.A.,
Domaine de Crouelle, 62100 Clermont-Ferrand

Résumé

Dans des croisements entre 1 lignée à grain blanc et 1 lignée à grain noir, il est apparu que le caractère « grain blanc » était dû à un gène dominant que nous proposons d'intituler *Gb*.

Introduction

On reconnaît chez le Tournesol, pour l'aspect du grain (ou, plus précisément, du fruit) 3 types :

— grain noir,
— grain strié,
— grain blanc,

en supposant que, l'ensemble se situe sur une base génétique non anthocyanée (LECLERCQ, 1968).

Les anciennes variétés destinées à l'alimentation des oiseaux étaient souvent à grain striés. Les variétés actuelles destinées à l'huilerie sont toutes à grain noir. Quant au type grain blanc, il est rare dans nos collections. Nous en possédons un échantillon sous le nom de « Porto » et avons voulu à la fois corriger les défauts de cette population (hauteur de plante, tardiveté et pourcentage de coque excessifs) et étudier l'hérédité du caractère grain blanc. Sans vouloir préjuger de l'intérêt économique réel de ce caractère, nous y voyons un intérêt potentiel : la capacité de fournir un tourteau blanc, non coloré, même si le décorticage n'est pas complet. Selon certains industriels (Bulhon) cet élément d'aspect extérieur n'est pas négligeable.

Résultats

Nous disposions de deux sortes de lignées, l'une à grains blancs, issue de l'autofécondation (5 générations successives) du type « Porto », venu du Portugal, l'autre à grains noirs, issue de l'autofécondation (9 générations successives) de la population « Peredovik ».

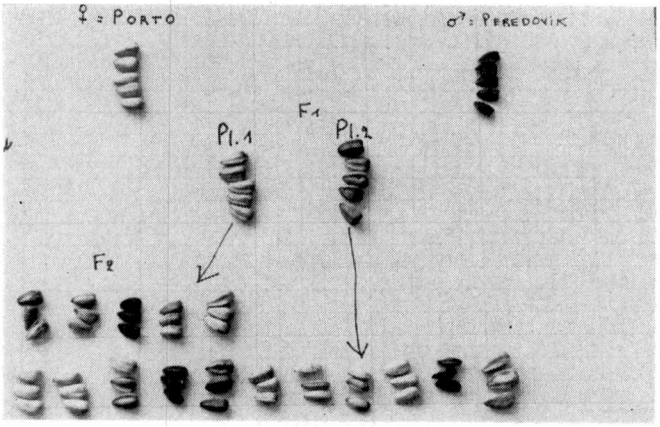

FIG. 1.

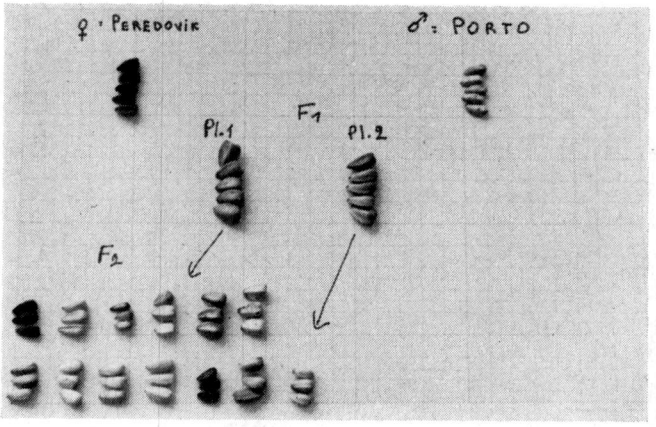

FIG. 2.

Nous avons croisé grain blanc × grain noir, et réciproquement. Dans les 2 cas, nous avons obtenu des F_1 à grains blancs. En F_2, nous avons obtenu au total 5 plantes à grains noirs, 24 plantes à grains blancs, ce qui ne diffère pas significativement de 1 : 3 ($\chi^2 = 0{,}56$; $0{,}50 > P > 0{,}25$) (fig. 1 et 2).

A partir de 4 plantes F_2 à graines blanches, nous avons obtenu 4 descendances F_3, qui contenaient respectivement :

— 3 plantes blanches (c'est-à-dire à graines blanches),
— 4 blanches + 3 noires,
— 5 blanches,
— 5 blanches + 4 noires.

Les descendances F_3 de plantes F_2 à graines blanches doivent montrer, d'après l'hypothèse d'un gène dominant, une proportion de plantes à graines blanches égale à :

$$\frac{1}{3} + \left(\frac{2}{3} \times \frac{3}{4}\right) = \frac{1}{3} + \frac{1}{2} = \frac{5}{6}$$

Or ici, nous avons 17 plantes à graines blanches pour 7 plantes à graines noires, ce qui ne diffère pas statistiquement de $\frac{5}{6}$, $\frac{1}{6}$:

$$\chi^2 = 1{,}87 \quad (0{,}25 > P > 0{,}10)$$

Si l'on examine les 2 descendances F_3 en disjonction, on note qu'il n'y a pas de différence statistique pour la taille, entre blanches et noires ($t = 0{,}05$). Ainsi, alors que la lignée à graine blanche dont nous disposons est trop haute, il apparaît tout à fait possible de sélectionner des lignées à graines blanches de taille acceptable.

Le caractère grain blanc, bien qu'il apparaisse ici dominant, ne peut pas être désigné par + (allèle sauvage), car les types sauvages d'*Helianthus annuus* ont toujours le grain noir. Sous réserve que l'hérédité de ce caractère ne soit pas déjà connue, nous proposons d'appeler *Gb* l'allèle dominant donnant naissance au caractère « grain blanc » et *gb* l'allèle récessif correspondant.

Summary

Inheritance of the white seed character in sunflower (Helianthus annuus)

From crosses between a white-seeded sunflower line and a line with black seeds, the character white seed appears to be controlled by a single dominant gene, which could be called *Gb*.

Although the original white-seeded line is excessively tall there does not appear to be any linkage between plant height and seed color in the progeny studied.

The character white seed could be of interest in the production of colourless seedcake, even when hulling is not complete.

Références bibliographiques

LECLERCQ P., 1968. Hérédité de quelques caractères qualitatifs chez le Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (3), 307-315.

BULHON (Communication personnelle).

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire. on indiquera : — *le titre du mémoire ;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes); — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion* et *conclusion ;* f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C.N.R.S. ;* le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur duchapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux. *Il est demandé aux auteurs de bien vouloir fournir une traduction anglaise des titres et contenus de tableaux, figures, photographies, etc...*

Le titre courant pour les hauts de pages devra être fourni en 40 signes au maximum.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I.N.R.A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19,5 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. RIVES, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à M^me^ MANDON, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1979	France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net	LE NUMÉRO France Prix T.T.C.	LE NUMÉRO Étranger Prix Net
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 nos par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 nos par an (*)	335 F	370 F	72 F	72 F

(*) Les abonnements aux Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique doivent être adressés à : « Secrétariat des A.B.A.B.B., I.N.R.A., 78350 JOUY-EN-JOSAS »

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 80 F — Étranger sauf R.F.A. : 130 F
— Le numéro : France 25 F — Étranger sauf R.F.A. : 40 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Génétique et Amélioration de la Vigne. 2e Symposium international sur l'amélioration de la vigne. Bordeaux, 14-18 juin 1977.
472 p., 1978 . . . . . 230,00 F

Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, pour le Groupe de Recherches I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A.
192 p., 1978 . . . . . 55,00 F

Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de Martinique, par **J. Fournet.**
1652 p., 1978 . . . . . 300,00 F

Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par **H. Le Louarn** et **M. C. Saint Gyrons.**
164 p., 1977 . . . . . 80,00 F

Carte pédologique de France à 1/100.000. Privas N-19 et Notice explicative par **M. Bornand, J.P. Legros, J. Moinereau**
254 p. et une carte . . . . . 60,00 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par **J. Chretien.**
218 p. et une carte, 1977 . . . . . 60,00 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Condom H-21 et notice explicative, par **J. Séguy.**
152 p. et une carte, 1975 . . . . . 60,00 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par **G. Callot.**
171 p. et une carte, 1975 . . . . . 60,00 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par **J. C. Favrot.**
177 p. et une carte, 1974 . . . . . 60,00 F

Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par **J. Portier**
107 p. et une carte, 1974 . . . . . 60,00 F

Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973.
141 p., 1974 . . . . . 27,00 F

L'I.N.R.A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches.
266 p., 1974 . . . . . 38,00 F

Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973.
762 p., 1973 . . . . . 168,50 F

Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par **R. Cousin.**
111 p. et 140 fiches, 1974 . . . . . 168,50 F

Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par **J. M. Gourreau.**
223 p., 1974 . . . . . 95,50 F

Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par **P. Augé, P. Allemand, R. Hamès.**
144 p., 1973 . . . . . 63,50 F

Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 décembre 1972.
258 p., 1973 . . . . . 134,50 F

Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I.N.R.A.-C.N.R.S.
549 p., 1973 . . . . . 173,00 F

Les demandes d'abonnements (à l'exception des abonnements aux Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique) et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I N.R.A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U.N.E.S.C.O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Ann. Amélior. Plantes, 1979, **29** (1), 1-110.

TABLE DES MATIÈRES

A. GALLAIS. — Le concept de valeur en lignées d'un génotype et son utilisation possible en sélection 1

A. GALLAIS. — Application du concept de valeur variétale à la théorie de la sélection de variétés hybrides 23

M. BERNARD. — Inbreeding et appariement chromosomique chez le Blé, le Seigle, le Triticale : conséquences en matière de sélection et d'introgression 43

M. DEBRAND, J. M. CORNUET, Y. DATTÉE, P. GUY. — Étude *in vitro* de la compétition pollinique chez quelques génotypes de luzerne (*Medicago sativa* L.) 63

R. MONET, Y. BASTARD. — La fente du noyau des pêches. Étude histologique 79

F. BLONDON, B. CAMBIER, Y. DATTÉE, P. GUY. — Influence de la température sur la fertilité mâle et femelle de Luzerne : témoins, mâle-stériles et « mainteneurs ». 89

M. NIQUEUX. — Production d'été de variétés de Fétuque élevée en fonction des facteurs climatiques 97

P. LECLERCQ. — Hérédité du caractère « Grain blanc » chez le Tournesol (*Helianthus annuus*) 107

CONTENTS

A. GALLAIS. — Concept of line value of a genotype and its possible use in plant breeding. . 1

A. GALLAIS. — Application of the concept of varietal ability to the breeding theory of hybrid varieties 23

M. BERNARD. — Inbreeding and chromosome pairing in Wheat, Rye and Triticale: consequences for breeding and introgression. 43

M. DEBRAND, J. M. CORNUET, Y. DATTÉE, P. GUY. — *In vitro* study of pollen competition in some genotypes of lucerne (*Medicago sativa* L.). 63

R. MONET, Y. BASTARD. — Split pit of peaches. Histological study. 79

F. BLONDON, B. CAMBIER, Y. DATTÉE, P. GUY. — Influence of temperature on male and female fertilities of Lucerne : control, male-sterile, maintainer plants 89

M. NIQUEUX. — Summer production of varieties of tall fescue according to climatic factors 97

P. LECLERCQ. — Inheritance of the white seed character ni sunflower (*Helianthus annuus*) 107

Les Annales de l'Amélioration des Plantes figurent dans Current Contents

I.N. 9. 036. 027.